

Tesis Doctoral

Análisis y modelización del reclutamiento de *Pinus nigra* en zonas afectadas por grandes incendios

José Luis Ordóñez García

24 de mayo de 2004





CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals)

Unitat d'Ecologia

Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia

Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona

**ANÁLISIS Y MODELIZACIÓN DEL RECLUTAMIENTO DE *Pinus nigra* EN
ZONAS AFECTADAS POR GRANDES INCENDIOS**

Memoria presentada por

José Luis Ordóñez García

para optar al grado de doctor

El director del trabajo de tesis:

Javier Retana Alumbrosos

Profesor Titular de Ecología

Universitat Autònoma de Barcelona

**ANÁLISIS Y MODELIZACIÓN DEL RECLUTAMIENTO DE *Pinus nigra* EN
ZONAS AFECTADAS POR GRANDES INCENDIOS**

José Luis Ordóñez García

24 de mayo de 2004

CREAF (Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals)

Unitat d'Ecologia

Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia

Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona

A ti

Índice

Introducción general	1
Capítulo 1	
Efectos del tamaño del árbol, del grado de afectación de la copa y de la localización del árbol en la supervivencia post-incendio y la producción de piñas en árboles de <i>Pinus nigra</i>	11
Capítulo 2	
Reducción inicial del reclutamiento post-incendio de <i>Pinus nigra</i> por depredación de semillas post-dispersión en hábitats de diferentes edades desde el fuego	29
Capítulo 3	
Limitación del reclutamiento de <i>Pinus nigra</i> en un gradiente de condiciones ambientales post-incendio	55
Capítulo 4	
Modelo de reclutamiento de <i>Pinus nigra</i> desde márgenes no quemados en zonas afectadas por grandes incendios	77
Conclusiones generales	105
Agradecimientos	109

Introducción general

Introducción general

El fuego como elemento común en los ecosistemas mediterráneos

Los incendios constituyen un elemento clave en la configuración del paisaje mediterráneo (di Castri y Mooney 1973, Naveh 1975, Trabaud y Lépart 1980, Gill et al. 1981). Los episodios de fuego son frecuentes en esta región del planeta y todos los veranos arden miles de hectáreas forestales (Le Houerou 1987). Sin embargo, los últimos años, especialmente 1994 y en menor medida 1998, han sido especialmente graves en el mundo, en particular en las regiones de clima mediterráneo (Vélez 1994, Terradas 1996). La opinión más extendida es la de que, sin embargo, los ecosistemas mediterráneos se recuperan fácilmente de este tipo de perturbaciones (Arianoutsou 1998, Keeley 1986, Trabaud 1987, Ojeda et al. 1996). Así, después del fuego, la estructura y composición de las comunidades quemadas se ve alterada sólo de manera temporal y el ecosistema se recupera en un corto periodo de tiempo, después del cual la zona quemada es indistinguible de la no quemada (Trabaud 1994, Ojeda et al. 1996, Arianoutsou 1998, Ne'eman e Izhaki 1998). Por esta razón Hanes acuñó en 1971 el término autosucesión para describir este proceso para el chaparral de California, ya que las especies presentes antes del fuego tenían la capacidad de reestablecer la comunidad preincendio a partir de estructuras que sobreviven al fuego, bien por el rebrote de las cepas quemadas o por la germinación de propágulos que sobreviven al fuego.

Lo cierto es que muchas de las plantas que viven en ecosistemas mediterráneos, y sobre todo las más representativas, revelan mecanismos de supervivencia y de regeneración adaptados a la persistencia de incendios (Moreno y Vallejo 1999). Así, podemos encontrar diversos ejemplos de plantas que ostentan cortezas muy gruesas, lo que les confiere protección térmica en el momento del fuego (ej. *Quercus suber* o *Pinus pinea*), plantas que se benefician de una bajísima combustibilidad (ej. *Cannabis sativa*), plantas que rebrotan a partir de yemas subterráneas cuando es eliminada la parte aérea (ej. *Quercus* spp.) y plantas que combinan estructuras de protección de las semillas frente a las llamas con una buena capacidad para germinar en los espacios abiertos que se generan tras el incendio (ej. *Pinus halepensis*, *Cistus* spp.).

Sin embargo, desde mediados del siglo pasado se vienen registrando cambios importantes en el régimen de incendios de estos ecosistemas, con notorios incrementos en la frecuencia y la intensidad con que se producen (Terradas 1996), así como en las dimensiones máximas que alcanzan (Moreno et al. 1998, Pausas y Vallejo 1999). El porqué de estos cambios es seguramente una conjunción compleja de factores, pero podemos apuntar algunos, como son el crecimiento incesante de la presión antrópica (por el mismo crecimiento de la demografía humana), el abandono progresivo de terrenos y prácticas agrícolas de la primera mitad de siglo (lo que ha favorecido el crecimiento de masas forestales con alta combustibilidad y continuidad

del combustible) (Peix 1999), o la incipiente aridificación del clima que pronostican todas las previsiones sobre cambio climático para todo el ámbito mediterráneo (Peñuelas 1996, Piñol et al. 1998). Sea cual sea su etiología, estos cambios están teniendo consecuencias importantes en la regeneración de las zonas quemadas. Además, los incendios se están desplazando hacia zonas más méxicas, submediterráneas, cuya vegetación está mucho menos preparada, no ya para regímenes tan altos de fuego, sino simplemente para su presencia (Piussi 1992, Alcahud et al 1997, Riera y Castell 1997).

La regeneración de las zonas afectadas por incendios

Con el actual régimen de incendios, los mecanismos habituales de adaptación de las plantas al fuego no son, en muchos casos, suficientes para garantizar la permanencia de las mismas especies en las zonas afectadas. El aumento de la recurrencia hace que, por un lado, muchas plantas germinadoras de ciclo largo, que habían logrado regenerarse en los primeros años tras el fuego, no tengan tiempo suficiente de alcanzar la edad de primera reproducción antes de que un nuevo incendio las arrase, y por el otro lado, en plantas rebrotadoras, la capacidad de rebrote puede verse también afectada por una segunda o tercera destrucción de la biomasa aérea (Trabaud 1991, Cortés 2003). Así mismo, el aumento tanto del número de grandes incendios como de las dimensiones máximas que toman genera dificultades añadidas al proceso de regeneración. Los grandes incendios no son simplemente incendios más grandes, sino que poseen una casuística propia (Romme et al. 1998). La gran intensidad que conllevan, que causa una muy baja supervivencia de las plantas, así como las enormes distancias entre los márgenes que se originan hacen que la probabilidad de recolonización de las zonas más interiores de lo quemado sea realmente baja o incluso localmente nula (Retana et al. 2002).

Así pues, la regeneración postincendio actual de buena parte de las masas boscosas mediterráneas es, cuando menos, dificultosa (Trabaud y Campmant 1991, Espelta et al. 2002). Ello contribuye a que muchas especies estén disminuyendo su área de distribución en los últimos años a raíz de los incendios, algunas muy drásticamente (Espelta et al. 2002). Este es el caso de los bosques de *Pinus nigra* del NE de la Península Ibérica. Esta especie germinadora se distribuye en zonas de clima subhúmedo (de Bolòs y Vigo 1984, Barberó et al 1998) y no posee mecanismos de adaptación especiales contra los incendios: su corteza es menos gruesa que la de otras especies de pinos más adaptadas, como *P. pinaster* y *P. nigra* (Gracia et. al 2000), no posee capacidad de rebrote y carece de piñas serotinas que puedan guarecer las semillas del brusco impacto térmico (Habrouk et al. 1999). La dispersión de sus piñones comienza a principios de enero y se prolonga durante dos y hasta tres meses (obs. pers.). Cuando los incendios se presentan en verano, las llamas encuentran a su paso todo el plantío nuevo recién emergido, eliminándolo prácticamente en su totalidad.

Dinámica de la regeneración de Pinus nigra en las zonas afectadas por grandes incendios

La bajísima regeneración de los bosques de *Pinus nigra* afectados por grandes incendios ha sido descrita por diferentes autores (Espelta et al. 2002, Retana et al. 2002), a diferencia de otras especies del mismo género, como *P. halepensis* y *P. pinaster*, que sí suelen mostrar una regeneración eficaz (Broncano 2000, Rodrigo et al. en prensa). Cuando los incendios son muy grandes, no sólo el plantío joven es devastado por las llamas. Lo cierto es que también la supervivencia de árboles de *Pinus nigra* a lo largo de grandes incendios puede decirse que es en general muy baja, aunque puede llegar a ser muy heterogénea debido a las variaciones de las características del incendio y del terreno que se pueden presentar en extensiones tan grandes (Espelta et al. 2002, Rodrigo et al. en prensa). Dado su carácter de germinadora estricta y la muy baja resistencia de las semillas al fuego, incluso a temperaturas moderadas (Escudero et al. 1997; Skordilis y Thanos 1997; Habrouk et al. 1999), el reclutamiento de nuevos individuos de esta especie depende enteramente de la producción de nueva simiente desde los árboles vivos de los márgenes del incendio o desde los árboles supervivientes en agrupaciones aisladas que hayan podido quedar en medio de la matriz quemada (Rigolot et al. 1994).

El proceso de regeneración consta de varias etapas a lo largo de las cuales el número de semillas disponibles va descendiendo acusadamente. Se inicia con la producción de piñas en los árboles vivos desde los márgenes o islas. Algunas de estas piñas son depredadas en el árbol por algunos animales, principalmente ardillas y piquituertos, y el resto maduran y se abren antes de la primavera. La dispersión es básicamente anemocórica (Catalan 1985), aunque pueden darse movimientos de las semillas postdispersión debido a que algunas especies de roedores y hormigas los trasladan para su almacenaje (Lanner 1998). Este movimiento no implica necesariamente un descenso importante de la disponibilidad de semillas, sino más bien una redistribución, puesto que es frecuente que estos animales no puedan consumir todas las semillas acumuladas o incluso dejar olvidadas algunas de sus alacenas (Retana et al. en prensa, Lanner 1998). Los piñones no depredados y los que sobreviven a esta redistribución, si son todavía viables, pueden llegar a germinar, dependiendo del microambiente al que hayan ido a parar. De los germinados, algunos se establecen como plántula y otros no, también en función de las condiciones microambientales in situ. La idoneidad de este microambiente puede no ser la misma para las dos etapas. Así, una semilla puede germinar en condiciones de cobertura menores de las que precisa la plántula emergente para sobrevivir (Schupp 1997).

En Cataluña, grandes masas forestales de *Pinus nigra* se han visto afectadas recientemente por dos grandes incendios, el del Bages-Berguedà de 1994, con 24.300 has. de bosque quemadas (el mayor incendio registrado en Cataluña hasta la fecha), y el del Bages-Solsonès de 1998, con 19.000 has. (véase áreas de estudio). Como resultado, el área de distribución de

esta especie ha disminuido un 30% en este ámbito peninsular. La supuesta resiliencia de los bosques mediterráneos se ve ahora en tela de juicio, al menos, para las formaciones más méxicas de distribución típicamente mediterránea. La autosucesión a nivel general está pasando a ser un término superado (Rodrigo et al. en prensa), y actualmente los investigadores concentran esfuerzos en determinar probabilidades de transición de una comunidad hacia sí misma o hacia otras, como consecuencia del paso de este tipo de perturbaciones.

Objetivo y estructuración de la tesis

Determinar probabilidades de transición implica hacer una previsión de hacia dónde es más probable que derive la regeneración de la zona. Las preguntas que de fondo nos rondan por la cabeza son: ¿cómo sería este lugar dentro de unos años si sólo tuviera en cuenta la regeneración natural?, ¿volvería a haber un bosque como el que hubo o cabe esperar otra cosa? ¿qué otra cosa? Para tratar de responder a estas cuestiones es necesaria una herramienta de modelización. Los modelos predictivos existentes hasta el momento han sido desarrollados con escasa información empírica sobre una base más bien teórica.

Esta tesis pretende recabar el máximo de información empírica posible sobre cada etapa del proceso de regeneración de los bosques de *Pinus nigra* afectados por estos dos grandes incendios y elaborar posteriormente con esa información un modelo predictivo que nos permita simular la situación de la masa emergente a medio plazo, que hemos determinado en 30 años.

La tesis está estructurada en cuatro capítulos.

En el primer capítulo evaluamos la supervivencia de los árboles tras el incendio durante los tres primeros años, así como su capacidad para producir piñas. Diferenciamos dos tipos de límite, margen e isla, definido éste último como un grupo variable de árboles supervivientes dentro del perímetro del incendio. La diferenciación se debe a la previsión a priori de que las condiciones ambientales a que deben enfrentarse los árboles en ambos tipos de límite no sean las mismas. La existencia de estos posibles focos de dispersión en medio de la zona quemada puede resultar de gran importancia si se confirma, como parece probable, que ayudan a acelerar notablemente la regeneración de las zonas más interiores. Analizamos cómo afecta el tipo de límite, el tamaño de la isla, el tamaño del árbol y su grado de afectación tras el incendio a la capacidad del árbol para producir piñas.

En el segundo capítulo exploramos los patrones de variación espacio-temporal de la depredación del banco de semillas del suelo, una vez que éstas han sido dispersadas. Tres grupos de animales (roedores, aves y hormigas) se consideran los principales depredadores de semillas de esta especie, dadas las dimensiones relativas de semillas y depredadores. En el estudio evaluamos la contribución de cada uno de estos grupos por separado a la depredación global por dos vías diferentes: la primera persigue evaluar la capacidad de cada grupo para detectar y depredar la semilla, y la segunda, considerar el efecto de la depredación sobre el

establecimiento de las semillas. Ambos experimentos se ubican en tres escenarios distintos según el tiempo que hace que se produjo el incendio (1, 5 y más de 70 años).

El tercer capítulo aborda la supervivencia de las plántulas que han logrado establecerse al final del proceso. Para ello diseñamos dos experimentos bajo diferentes condiciones ambientales, uno bajo condiciones controladas de luz y agua, y otro bajo diferentes condiciones naturales de campo. Se toman como escenarios posibles siete tipos de formación vegetal (sensu lato) que son los que se han observado como predominantes a lo largo de la zona afectada: suelo desnudo, prado laxo, prado denso, romero, rebrotadoras, bosque abierto y bosque cerrado. En cada uno de estos escenarios medimos una serie de factores, tales como la temperatura, el grado de cobertura herbácea y arbustiva, la humedad del suelo y la pedregosidad para tratar de establecer cuáles de ellos determinan unas buenas condiciones para el establecimiento y cuáles no.

En el capítulo cuarto, desarrollamos un modelo de simulación que nos permita predecir el comportamiento más probable a medio plazo del proceso de regeneración de *Pinus nigra* en las áreas afectadas por grandes incendios. Para ello integramos toda la información de que disponemos acerca de la biología de la regeneración de esta especie, información que ha sido tomada en parte para la confección de los capítulos anteriores. Esta vocación empírica del modelo lo diferencia de la mayoría de modelos desarrollados hasta la fecha, que basan su funcionamiento en rangos hipotéticos e información de campo muy incompleta. Si el modelo consigue asemejar suficientemente la realidad, las posibilidades como herramienta de trabajo serán muy valiosas a la hora de tomar decisiones sobre la gestión de las áreas quemadas.

Referencias bibliográficas

- Alcahud M., Martínez J.J. y Orozco E. 1997. Influencia de los incendios forestales sobre la regeneración y distribución de la sabina negral (*Juniperus phoenicea* L.) en las provincias de Albacete y Murcia. Actas del segundo Congreso Forestal Español. 5: 27-29.
- Arianoutsou M. 1998. Aspects of demography in post-fire Mediterranean plant communities of Greece. In: Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems. Rundel, P.W., Montenegro, G. And Jaksic, F.M. (eds) Springer Verlag, Berlin: 273-295.
- Barbéro M., Loisel R., Quézel P., Richardson D.M. y Romane F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. En: Richardson, C.M (ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, pp. 153-170.
- Broncano M.J. 2000. Patrones observados y factores que determinan la variabilidad espacio-temporal de la regeneración del pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) después de un incendio. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona.
- Catalán G. 1985. Semillas de árboles y arbustos forestales. Monografías ICONA 17. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

- Cortés P. 2003. Distribución y dinámica de un *Quercus caducifolia* (Q. cerrioides Willk & Costa) y uno perennifolia (Q. ilex L.) en Cataluña. Análisis de la ecología de la reproducción, la respuesta de las plántulas a factores ambientales y la respuesta a perturbaciones. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- de Bolos O. y Vigo J. 1984. Flora dels Països Catalans I. Editorial Barcino, Barcelona.
- di Castri F. y Mooney H.A. 1973. Mediterranean type Ecosystems: origin and Structure. Springer-Verlag, New York.
- Escudero A., Barrero S. y Pita J.M. 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*, *P. sylvestris* var *iberica*). *Annales Sciencis Forestiers* 54: 553-562.
- Espelta J.M., Rodrigo A., Habrouk A., Meghelli N., Ordóñez J.L., Retana J. 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after large wildfire in NE Spain: challenges for fire ecology and landscape restoration. En: L. Trabaud & R. Prodon (eds.) *Fire and Biological Processes*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 315-324.
- Gill A.M., Groves R.H y Noble I.R. (eds.) 1981. *Fire and the Australian biota*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Gracia C., J.A. Burriel, J.J. Ibáñez, T. Mata y J. Vayreda, 2000. *Inventari ecològic i forestal de Catalunya. Regió forestal IV*. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Barcelona.
- Habrouk A., Retana J., Espelta J.M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* 145: 91-99.
- Hanes T. 1971. Succession after fire in the chaparral of southern California. *Ecological Monographs* 41: 27-42.
- Keeley J.E. 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires. En: *Resilience in Mediterranean-type Ecosystems*. Dell B., Hopkins A.J.M. y Lamont B.B. (eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 95-112.
- Lanner R.M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. En: Richardson D.M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 281-295.
- Le Houerou H.N. 1987. Vegetation wildfires in the mediterranean basin: evolution and trends. *Ecologia Mediterranea* 13: 13-24.
- Moreno J.M., Vázquez A. y Vélez R. 1998. Recent history of forest fires in Spain. En "Large forest fires" Moreno, J.M. (ed.) Backhuys Publishers. Leiden, Holanda, pp. 159-186.
- Moreno, J.M. y Vallejo, R. 1999. Fire impacts on the ecosystem and restoration: summary of the main findings from the delfi-fire database. En: *Volume of proceeding of: Forest fires: Needs & Innovation*. International symposium. Atenas, Grecia, pp. 239-261.

- Naveh Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29: 199-208.
- Ne'eman G., Izhaki I. 1998. Stability of pre- and post-fire spatial structure of pine trees in Aleppo pine forest. *Ecography* 21: 535-542.
- Ojeda F., Marañón T., Arroyo J. 1996. Postfire regeneration of a Mediterranean heathland in Southern Spain. *International Journal of Wildland Fire* 6: 191-198.
- Pausas J.G. y Vallejo V.R. 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. En: Chuvieco E. (ed.) *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-16.
- Peix J. 1999. *Foc Verd II: programa de gestió del risc d'incendi forestal*. Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca. Generalitat de Catalunya, Barcelona
- Peñuelas J. 1996. Sobre el canvi climàtic i la manera com pot repercutir en els incendis. En: Terradas J. (ed.) *Ecologia del Foc*, Editorial Proa, Barcelona.
- Piñol J., Terradas J. y Lloret F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change* 38: 345-357.
- Piussi P. 1992. Environmental changes in forests. Examples of the south of Europe. En: Teller A., Mathy P. y Jeffers J.N.R. (eds.) *Response of forest ecosystems to environmental changes*, Elsevier Applied Science, Londres, pp. 298-309.
- Retana J., Espelta J.M., Habrouk A., Ordóñez J.L. y Solà-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in North-eastern Spain. *Ecoscience* 9: 89-97.
- Retana J., Picó F.X., y Rodrigo A. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, aceptado (en prensa).
- Riera J. y Castell C. 1997 Efectes dels incendis forestals recurrents sobre la distribució de dues espècies del Parc Natural del Garraf: el pi blanc (*Pinus halepensis*) i la savina (*Juniperus phoenicea*). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 65: 105-117.
- Rigolot E., Ducrey M., Duhox F., Huc R. y Ryan K.C. 1994. Effects of fire injury on the physiology and growth of two pine species. *Proc. 2 Int. Conf. Forest Fire Research*, vol 2 pp. 857-866.
- Rodrigo A., Retana J., Picó, F.X. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, in press.
- Romme W.H., Everham E.H., Frelich L.E., Moritz M.A. y Sparks, R.E. 1998. Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? *Ecosystems* 1: 524-534.

- Schupp E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Skordilis A. Y Thanos C.A. 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the seven pine species naturally growing in Greece. En: Ellis R.H., Murdoch A.I. y Hong T.D. (eds.) *Basic and applied aspects of seed biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 623-632.
- Terradas J. 1996. *Ecología del Foc*. Edicions Proa, Barcelona
- Trabaud L. y Lepart J. 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio* 43: 49-57.
- Trabaud L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin. *Ecologia Mediterranea* 13: 25-37.
- Trabaud L. 1991. Le feu est-il un facteur de changement pour les systèmes écologiques du bassin méditerranéen? *Secheresse* 2: 163-174.
- Trabaud L. 1994. Postfire plant community dynamics in the Mediterranean Basin. En: Moreno J.M. y Oechel, W.C. (eds.) *The Role of Fire in Mediterranean Type Ecosystems*. Springer-Verlag, New-York, pp. 1-15.
- Trabaud L. y Campmant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco Après incendie. *Biological Conservation* 58: 329-343.
- Vélez R. 1994. Les feux de forêt en Espagne. Le bilan des feux. *Forêt Méditerranéenne* 16: 164-165.

Capítulo 1

Efectos del tamaño del árbol, del grado de afectación de la copa y de la localización del árbol en la supervivencia post-incendio y la producción de piñas en árboles de *Pinus nigra*

1. Introducción

Los incendios forestales están considerados como la principal perturbación natural en los ecosistemas de tipo Mediterráneo (Trabaud 1981, Whelan 1995), y por ello, uno de los principales factores ecológicos que han remodelado los paisajes actuales en estas áreas (Naveh 1974, 1994; Piussi 1992). Sin embargo, el número de incendios y, especialmente, la superficie quemada por ellos ha aumentado considerablemente en los últimos años (Terradas 1996, Piñol et al. 1998). Además, ha aparecido un fenómeno complejo y relativamente nuevo, el de los incendios forestales de grandes dimensiones (Piñol et al. 1998, Pausas y Vallejo 1999). Estos extensos y masivos fuegos de copa conducen a paisajes calcinados homogéneos, con una baja supervivencia de árboles dentro del área afectada, así como a una relación desproporcionada entre la superficie afectada y el perímetro no quemado (Romme et al. 1998). En este escenario, la regeneración natural de aquellas especies de árboles que carezcan de mecanismos para sobrellevar los efectos del fuego – mediante rebrote o el mantenimiento de un banco de semillas en el dosel o en el suelo – puede verse severamente comprometida (Retana et al. 2002, Rodrigo et al. in press). Para estas especies no adaptadas al fuego, la regeneración natural depende casi por entero de la existencia de “fuentes de semillas”, o lo que es lo mismo, de la supervivencia y producción de semillas por parte de los árboles localizados dentro del área quemada (“islas verdes”) o en los márgenes del incendio. Tras el fuego, la supervivencia potencial de estos árboles y su producción de semillas dependerá de las características individuales, como el tamaño del árbol, la edad y la genética, así como el grado de las lesiones causadas por el fuego (Ryan et al. 1988, Trabaud y Valina 1998). También puede variar según las condiciones ambientales iniciales post-incendio. Así, la exposición al viento, la radiación solar o la competencia por los recursos subterráneos (ej. agua) pueden variar ampliamente según la localización de los árboles, en los márgenes no quemados o en las islas verdes con diferentes tamaños y grados de aislamiento.

A pesar de este incremento en la ocurrencia de grandes incendios, existe escasa información sobre cómo los factores individuales y ambientales condicionan la supervivencia después del fuego y, particularmente, la producción de semillas de los árboles afectados de muchas especies mediterráneas. Este es el caso del *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, una especie no adaptada al fuego de alta significación ecológica. Esta especie no produce piñas serotinas y, debido a la temprana liberación de sus semillas, a finales de invierno y principios de primavera, no es capaz de mantener el banco de semillas cuando ocurren los incendios forestales, casi siempre en verano (Habrouk et al. 1999). Por estas razones, la regeneración inicial post-incendio es casi nula (Trabaud y Campant 1991, Retana et al. 2002), y por lo tanto la regeneración natural depende completamente de la dispersión de nuevos propágulos dentro del área quemada (Espelta et al. 2002). Los bosques de *Pinus nigra* están incluidos en la lista de hábitats en peligro de la UE, como hábitats naturales que requieren

medidas de conservación específicas (Resolución 4/1996 de la Convención sobre la Conservación de la vida salvaje y los hábitats naturales en Europa). Desafortunadamente, durante la década de los 90 varios bosques de *Pinus nigra* del área del Mediterráneo sufrieron grandes y severos incendios (ej. 4.800 ha en Chipre en 1993, 14.300 y 13.949 ha en el NE de España en 1994 y 1998 respectivamente, 4.000 ha en Córcega en 2000), poniendo en serio peligro su futura conservación.

En este estudio analizamos la tasa de supervivencia de los árboles de *Pinus nigra* afectados por un gran incendio y su capacidad para producir semillas durante los primeros años después del fuego. Tanto la supervivencia potencial como la producción de semillas han sido analizadas teniendo en cuenta características individuales de los árboles, tales como el tamaño del árbol y el grado de las lesiones causadas por el fuego. Además, hemos contrastado las posibles diferencias entre los árboles localizados en los márgenes de las áreas quemadas y aquellos situados en las “islas verdes”, y hemos comparado el funcionamiento de los árboles dependiendo del tamaño de las “islas verdes” donde estaban presentes. Los resultados obtenidos ayudarán a valorar el papel de las lesiones causadas por el fuego, las características individuales de los árboles y los factores ambientales en la capacidad potencial de los pinos mediterráneos no adaptados a este tipo de perturbación para mantener las fuentes de semillas después de un gran incendio. Esta información clave proporcionará pautas para la restauración de áreas quemadas y para el diseño de estrategias de silvicultura con la finalidad de minimizar el efecto de los grandes incendios y mejorar la conservación de especies no adaptadas al fuego.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

Este estudio se ha llevado a cabo después del gran incendio forestal ocurrido en el verano de 1998 en las comarcas del Bages y del Solsonès (Cataluña, entre 41° 44' y 41° 59' N y 1° 22' y 1° 39' E). El clima en esta zona es seco-subhúmedo según el índice de Thornthwaite, con temperatura media anual de entre 11 y 13°, y precipitación anual entre 550 y 750 mm. El incendio afectó una extensión forestal de 15.300 ha. En los bosques quemados dominaban *P. nigra* (74%) y *P. halepensis* (11%) antes del incendio (Gracia et al. 2000). La tierra quemada resultante se caracterizó por áreas de alta heterogeneidad espacial en cuanto a la distribución del grado de afectación. El fuego dejó un mosaico de islas verdes de árboles supervivientes inmersas en una matriz carbonizada (Román-Cuesta 2002).

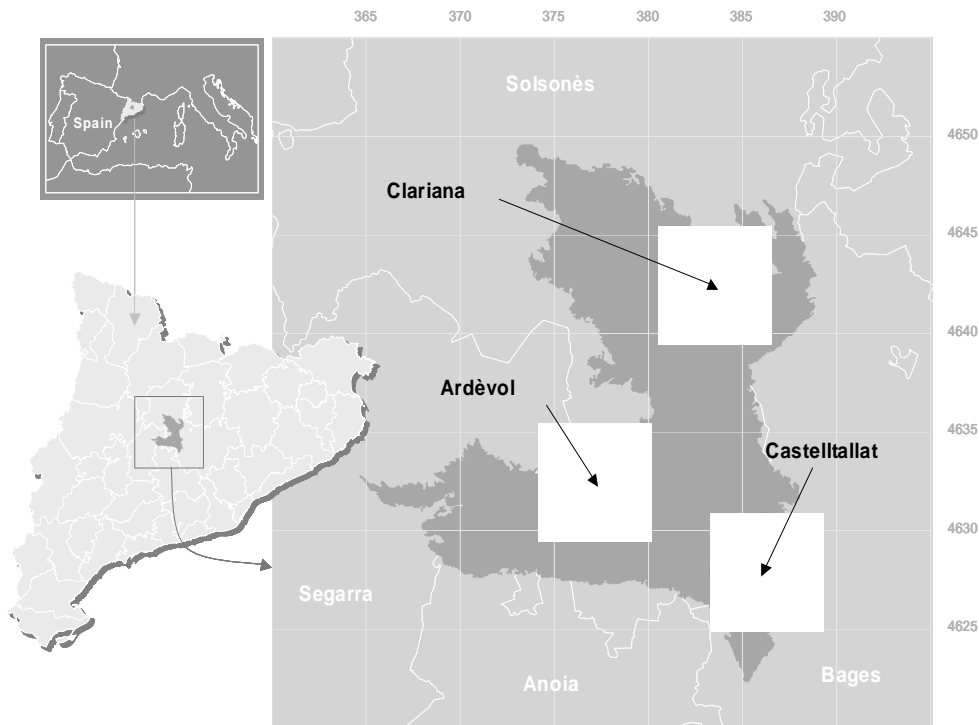


Figura 1. Localización geográfica de los márgenes e islas de las tres zonas muestreadas en este estudio a lo largo del área afectada por el gran incendio forestal de 1998 (sombreado) en el centro de Cataluña.

2.2. Muestreo

El muestreo empezó en invierno de 1999, la primera estación antes de la dispersión de las semillas de esta especie después de que ocurriera el incendio. En tres áreas (Ardèvol, Cal Camps y Clariana) localizadas a lo largo de la zona quemada (Figura 1), muestreamos tres márgenes no quemados donde la especie dominante era *P. nigra*. También muestreamos diez islas con supervivientes de *P. nigra* cerca de cada uno de estos tres márgenes. Debido a que la proximidad de los árboles vecinos puede ser un factor que potencialmente afecte al funcionamiento de los árboles dañados, y teniendo en cuenta que el área de la isla fue una medida difícil de establecer, utilizamos el número de árboles vivos en cada isla como medida del tamaño de la isla. Las islas fueron seleccionadas de manera que cubrieran el rango de tamaños encontrados en el área quemada (entre 3 y 197 árboles por isla).

En cada margen e isla, el muestreo de los árboles se estratificó de acuerdo con el tamaño del árbol y el porcentaje de copa quemada. Se identificaron tres categorías según el tamaño de árbol (pequeño, mediano y grande, con un diámetro a la altura del pecho –dbh– entre 5 y 10 cm, entre 10 y 20 cm, y >20 cm, respectivamente) y tres categorías según el grado de

afectación de la copa (<1/3, entre 1/3 y 2/3, y >2/3 del volumen de copa afectada por el fuego). Se muestrearon veinticinco árboles por cada combinación de tamaño y grado de afectación de la copa en cada margen e isla. Para comparar el comportamiento de árboles con la copa dañada con árboles cuya copa no fue afectada por el fuego, en cada margen muestreamos también 25 árboles no quemados y 25 árboles afectados únicamente por fuego de sotobosque (es decir, árboles no afectados a nivel de la copa) para cada categoría de tamaño. El número total de árboles muestreados fue 2.062 (867 en los márgenes y 1.195 en las islas). Las variables iniciales de cada árbol consideradas en este estudio fueron: dbh, altura media alcanzada por las llamas (medida con un clinómetro) y porcentaje de copa quemada (por estimación visual). Con el fin de evaluar el comportamiento de los árboles supervivientes a lo largo del tiempo, determinamos la supervivencia de los árboles y la presencia o ausencia de piñas maduras para cada árbol anualmente desde el invierno de 1999 hasta el invierno de 2003. Para un estudio más detallado y cuantitativo de la variabilidad en la producción de piñas, también seleccionamos cinco árboles por categoría en cada margen e isla, y contamos el número de piñas maduras producidas en 2000, 2001 y 2003.

2.3. Análisis de los datos

Para estudiar las variaciones en la supervivencia cinco años después del fuego (es decir, en 2003) entre las categorías de tamaño del árbol, grado de afectación de la copa, localización del árbol (margen o isla) y zona, utilizamos modelos log-lineales. Añadimos la constante 0,5 a cada celda antes de aplicar el modelo, ya que se considera conveniente en los casos en que existen muchas celdas con pequeñas frecuencias esperadas (Vepsäläinen et al. 1988). Cuando la bondad de ajuste fue de $p > 0,05$, se consideró que los datos se ajustaban al modelo en cuestión. Se consideró como el mejor modelo el más parsimonioso de los aceptables ($p > 0,05$). Para interpretar este modelo, examinamos la contribución de cada celda de la tabla de contingencia al valor de la χ^2 de Pearson. Se analizó el efecto del tamaño de la isla en la supervivencia de los árboles mediante un modelo de regresión lineal entre el tamaño de las islas y el porcentaje de supervivencia de los árboles registrado en cada isla.

Los efectos del tamaño del árbol, el grado de afectación de la copa, la localización del árbol y la zona en el número de piñas producidas por árbol durante los tres años de muestreo fueron analizados mediante ANOVA de medidas repetidas. La comparación entre la producción de las piñas de los árboles con copa dañada y la de los árboles cuya copa no fue afectada por el fuego también fue analizada utilizando ANOVA de medidas repetidas con los datos obtenidos en los márgenes.

Como medida de la frecuencia de producción de piñas, computamos el porcentaje de años en que cada árbol produjo piñas. Sólo consideramos aquellos árboles de los cuales poseíamos

información para al menos tres de los cinco años, es decir, que hubieran sobrevivido al menos este periodo de tiempo después del fuego. Analizamos los efectos del tamaño del árbol, el grado de afectación de la copa, la localización del árbol y la zona en esta variable mediante ANOVA de tres factores. La comparación entre la proporción de años en los que los árboles con copa dañada y los árboles con copa no dañada por el fuego produjeron piñas fue analizada utilizando ANOVA de un factor con los datos obtenidos en los márgenes. Para todos los tests de ANOVA, se utilizó el método secuencial de Bonferroni para controlar la tasa de error de tipo I (Rice 1989).

El efecto del tamaño de la isla en el número medio de piñas por árbol y año y en el porcentaje medio de años en los que se produjeron piñas fue analizado mediante modelos de regresión lineal entre el tamaño de la isla y la media de los valores de los árboles muestreados en cada isla, juntando las tres zonas.

3. Resultados

3.1. Supervivencia

El modelo aceptable más parsimonioso que se ajustó a los datos de supervivencia de árboles (modelo log-lineal, $\chi^2=8,2$ $df=10$ $p=0,61$) incluyó los efectos del tamaño del árbol, y la interacción de orden superior entre el grado de afectación de la copa y la localización del árbol. Así, existen diferencias significativas entre la supervivencia de árboles pequeños (55,2%), medianos (64,3%) y grandes (84,7%). Además, la supervivencia decreció con la afectación del árbol tanto en los márgenes como en las islas, pero la interacción entre el grado de afectación de la copa y la localización indicó que los árboles en los que $<1/3$, y entre $1/3$ y $2/3$, de la copa resultó afectada por el fuego sobrevivieron mejor en islas que en márgenes, mientras que se encontró el patrón contrario para los árboles más afectados (Figura 2).

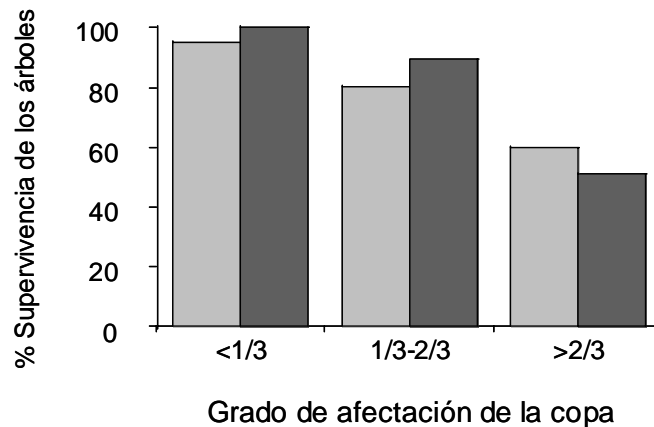


Figura 2. Porcentaje de árboles de diferentes categorías de grado de afectación de la copa supervivientes al cabo de cinco años en márgenes (barras claras) y en islas (barras oscuras).

La relación entre el tamaño de las islas y la supervivencia de los árboles no fue significativa (regresión lineal, $F=1,3$ $p>0,25$), es decir, que no se encontraron diferencias en las tasas de supervivencia entre los árboles de las islas grandes y los árboles de las islas pequeñas.

3.2. Producción de semillas

Respecto a la variación en la producción de piñas durante el periodo contemplado, el número de piñas por árbol (previa transformación logarítmica) dependió del tamaño del árbol pero no de su grado de afectación después del fuego, ni de su localización, ni de la zona (ANOVA de medidas repetidas, Tabla 1). Así, la producción de piñas fue mayor en los árboles grandes que en los pequeños (9,5, 4,6 y 1,1 piñas por árbol y año para árboles grandes, medianos y pequeños, respectivamente). También existen diferencias significativas entre los años, ya que la producción de piñas fue más alta en 2000, más baja en 2003 y muy baja en 2001. La producción interanual de piñas varió con la localización del árbol (Figura 3): la producción de piñas fue mayor en las islas que en los márgenes en 2000, igualmente baja en 2001, y mostró el patrón contrario en 2003. La interacción entre año y zona también resultó ser significativa, debido a que la mayor producción de piñas en 2000 fue en Ardèvol pero esta misma zona registró la menor producción de piñas en 2003. Los árboles dañados no mostraron diferencias significativas en la producción de piñas en comparación con los árboles cuya copa no había resultado afectada por el fuego (tanto árboles no quemados como árboles quemados por fuego de sotobosque) (ANOVA de medidas repetidas, Tabla 2). Como antes, la producción varió entre los años, pero con un patrón similar para árboles quemados y no quemados (Tabla 2).

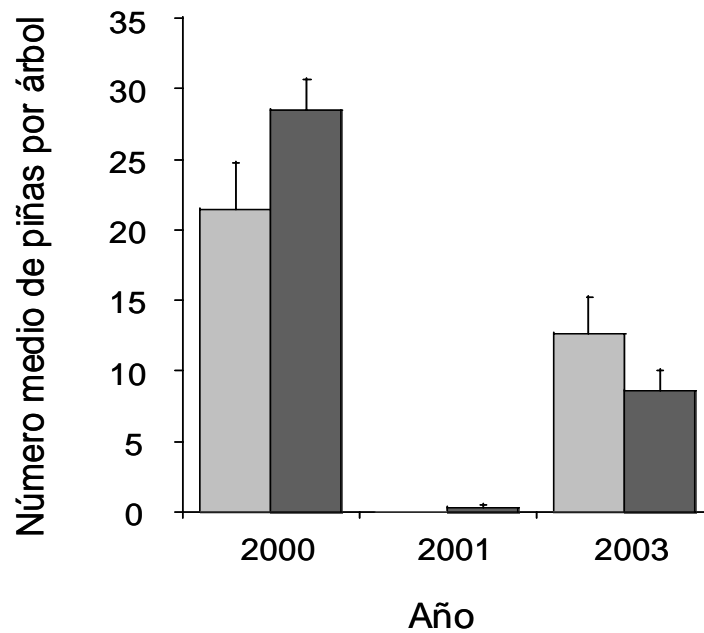


Figura 3. Número medio de piñas por árbol y año producido de los árboles localizados en los márgenes (barras claras) y en las islas (barras oscuras) en los diferentes años de muestreo. Las barras verticales se extienden aproximadamente +1 SE de la media.

Fuente de variación	gl	Valor de F
Tamaño del árbol (TA)	2	39,6
Grado de afectación de la copa (AC)	2	3,1
Localización del árbol (LA)	1	1,2
Zona (ZO)	2	0,6
Año (A)	2	71,3
A x LA	2	10,8
A x ZO	4	5,3

Tabla 1. Valores de F del test de ANOVA de medidas repetidas de los efectos del tamaño del árbol (TA), grado de afectación de la copa (AC), localización del árbol (LA) y zona (ZO) en la producción de piñas a lo largo del tiempo (A). Los coeficientes significativos (en $p=0,05$ después de utilizar el método secuencial de Bonferroni) se muestran en negrita. Los datos de producción de piñas fueron transformados logarítmicamente. Únicamente se muestran las interacciones significativas.

Fuente de variación	gl	Valor de F
Tamaño del árbol (TA)	2	40,1
Grado de afectación de la copa (AC)	2	1,6
Zona (ZO)	2	1,0
Año (A)	2	52,8

Tabla 2. Valores de F del test de ANOVA de medidas repetidas del tamaño del árbol (TA), grado de afectación de la copa (AC), y zona (ZO) en la producción de piñas a lo largo del tiempo (A) utilizando datos de los márgenes, donde las cinco categorías de grado de afectación de la copa están presentes (árboles no quemados, árboles afectados por incendios de sotobosque, y árboles con <1/3, entre 1/3 y 2/3, y > 2/3 del volumen de la copa afectada por el fuego). Los coeficientes significativos (en $p=0,05$ después de utilizar el método secuencial de Bonferroni) se muestran en negrita. Los datos de producción de piñas fueron transformados logarítmicamente. No se muestran las interacciones ya que éstas no fueron significativas.

El porcentaje de años produciendo piñas depende del tamaño del árbol y de la zona (ANOVA, Tabla 3). Así, los árboles grandes produjeron piñas con mayor frecuencia que los de tamaño medio o pequeño (62,4%, 42,5% y 9,4% de los años produciendo piñas para árboles pequeños, medianos y grandes, respectivamente). Las diferencias entre zonas también resultaron ser significativas (Clariana: 38,7% de los años produciendo piñas; Ardèvol: 43,3%; Cal Camps: 55,3%).

Fuente de variación	gl	Valor de F
Tamaño del árbol (TA)	2	87,4
Grado de afectación de la copa (AC)	2	1,9
Localización del árbol (LA)	1	0,7
Zona (ZO)	2	8,7

Tabla 3. Valores de F del test de ANOVA de medidas repetidas de los efectos del tamaño del árbol (TA), grado de afectación de la copa (AC), localización del árbol (LA) y zona (ZO) en el porcentaje de los cinco años de estudio en los que cada árbol produjo piñas. Los coeficientes significativos (en $p=0,05$ después de utilizar el método secuencial de Bonferroni) se muestran en negrita. Sólo se incluyeron en el análisis los árboles que sobrevivieron durante al menos tres años. No se muestran las interacciones ya que éstas no fueron significativas.

El grado de afectación de la copa tampoco mostró efecto sobre la proporción de años con producción de piñas, pues la comparación entre árboles de diferentes categorías de afectación no mostró diferencias significativas entre ellas (ANOVA, Tabla 4). De nuevo, aparecieron diferencias entre las categorías de tamaño del árbol y entre zonas, y en la interacción de los dos factores, ya que las diferencias entre zonas fueron mayores para árboles grandes que para pequeños.

Tanto la producción de piñas (regresión lineal, $F=5,5$, $p=0,028$) como el porcentaje de años con producción de piñas (regresión lineal, $F=4,6$, $p=0,04$) decrecieron significativamente con el tamaño de la isla –previa transformación logarítmica- (Figura 4).

Fuente de variación	gl	Valor de F
Tamaño del árbol (TA)	2	161,1
Grado de afectación de la copa (AC)	2	1,3
Zona (ZO)	2	19,4
TA x ZO	4	8,7

Tabla 4. Valores de F del test de ANOVA de medidas repetidas de los efectos del tamaño del árbol (TA), grado de afectación de la copa (AC), y zona (ZO) en el porcentaje de los cinco años de estudio en los que cada árbol produjo piñas, utilizando datos de los márgenes, donde las cinco categorías de grado de afectación de la copa están presentes (árboles no quemados, árboles afectados por incendios de sotobosque, y árboles con $<1/3$, entre $1/3$ y $2/3$, y $> 2/3$ del volumen de la copa afectada por el fuego). Los coeficientes significativos (en $p=0,05$ después de utilizar el método secuencial de Bonferroni) se muestran en negrita. Sólo se incluyeron en el análisis los árboles que sobrevivieron durante al menos tres años. Únicamente se muestran las interacciones significativas.

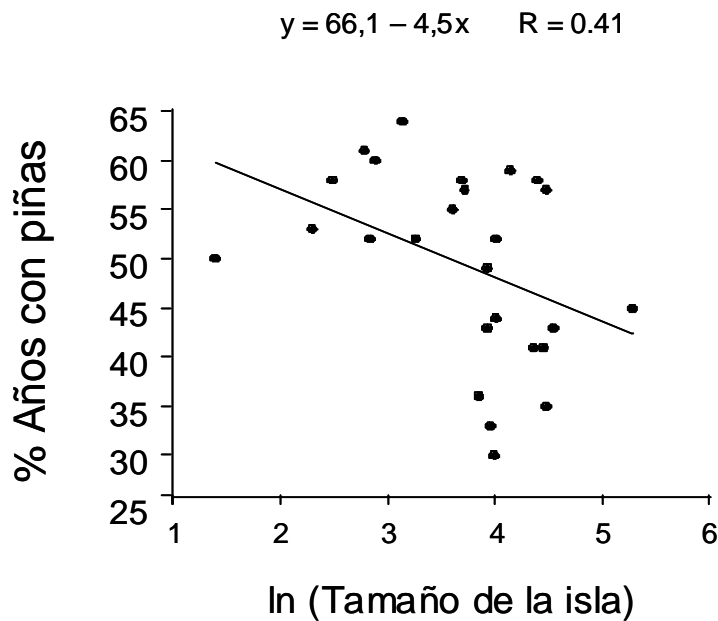


Figura 4. Relación entre el tamaño de isla (medido como el número de árboles vivos en cada isla) y la media por isla del porcentaje de los cinco años de estudio en los que los árboles produjeron.

4. Discusión

La supervivencia de los árboles de *P. nigra* cinco años después del incendio depende principalmente del tamaño de los árboles (para patrones similares, véase Agee et al. 2000; Stephens y Finney 2001), siendo considerablemente mayor en árboles grandes que en pequeños. La explicación tradicional de este resultado se basa en el grosor de la corteza, como el principal mecanismo para proteger el cambium de los efectos del fuego (Martin 1963). Así, los árboles grandes tienen la corteza más gruesa que los pequeños (ej, rango desde un valor medio de 41 mm para árboles de *Pinus nigra* de 40-45 cm de dbh a 8 mm en árboles de 5-10 cm de dbh; datos obtenidos del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña, Gracia et al. 2000). Además, la altura de la copa también es mayor en árboles grandes que en pequeños, lo que les permite mantener un mayor número de acículas fuera del alcance de las llamas durante el momento del incendio (Román-Cuesta 2002). Helms (1970) sugiere que la eficiencia fotosintética es mayor en la parte superior que en otras partes de la copa. Por lo tanto, el fuego quemaría las partes menos productivas de la copa de los árboles grandes, lo que disminuiría su demanda de agua pero apenas afectaría a su producción (Wyant et al. 1986) ni, por consiguiente, a la supervivencia individual. Finalmente, Trabaud y Valina (1998) consideran que después del incendio se acentúa la menor capacidad competitiva de los árboles pequeños, y esto puede llevar a afectar indirectamente su supervivencia, ya que reduce su resistencia a

las duras condiciones posteriores al incendio, así como a los efectos de los patógenos y de las enfermedades (Ryan y Frandsen 1991).

El grado inicial de afectación de la copa fue también un factor clave a la hora de explicar la supervivencia de los árboles cinco años después del fuego, ya que la mayoría de los árboles que en 1999 tenían un bajo grado de afectación siguieron estando vivos en 2003, mientras que esta supervivencia decreció hasta el 55% en los árboles que se quemaron con mayor severidad. La mortalidad de los árboles parcialmente quemados ha sido relacionada con la drástica reducción de su capacidad fotosintetizadora debido a la eliminación de una gran cantidad de las acículas de la copa, y a la destrucción de tejidos vivos del tronco (Martin 1963; Costa et al. 1991). Sin embargo, la respuesta de los árboles quemados con diferentes grados de afectación varió entre márgenes e islas. Los árboles menos afectados mostraron una supervivencia mayor en islas, mientras los más afectados siguieron el patrón contrario. El tamaño de la isla no afectó a la supervivencia de los árboles.

La capacidad de producir semillas durante los primeros años después del fuego puede ser un factor determinante en el éxito de la regeneración después del incendio. Incluso aquellos árboles que sólo sobreviven unos pocos años pueden contribuir de manera importante al reestablecimiento de la especie en el área si son capaces de producir semillas antes de morir. Además, durante los primeros años después del incendio, las semillas se dispersan en las zonas quemadas sin cubierta vegetal (es decir, con menos competencia y más disponibilidad de luz y nutrientes). En las zonas estudiadas, el factor principal que determina la producción de piñas durante los primeros años después del fuego fue el tamaño de los árboles, ya que los árboles grandes produjeron más piñas que los medianos o los pequeños. No sólo produjeron más piñas, sino que además produjeron con mayor frecuencia durante los cinco años de estudio que los medianos y los pequeños. Esta relación entre la producción de semillas y el tamaño del árbol en *P. nigra* puede deberse al hecho de que (i) probablemente los árboles pequeños son más jóvenes que los grandes, y la edad de la primera reproducción es considerablemente tardía en esta especie (alrededor de 23 años, José Luis Ordóñez, datos no publicados), y que (ii) normalmente los árboles pequeños tienen menos reservas que los grandes (Trabaud y Valina 1998). Por contra, las diferencias en el número de piñas o en el porcentaje de años que producen piñas entre los árboles de las diferentes categorías de afectación de la copa no fueron significativos. Este resultado puede asociarse al hecho de que, en pinos, la mayoría de los estróbilos femeninos que se convierten en piñas con semillas están localizados en los brotes apicales de rápido crecimiento en lo alto del árbol (Shmida et al. 2000), y estas ramas son las que normalmente se escapan de los efectos dañinos del fuego.

Finalmente, los árboles pequeños de las islas produjeron piñas con mayor frecuencia que los de los márgenes. Además, tanto la producción de piñas como la proporción de años en los que

cada árbol produjo piñas decreció conforme aumentaba el tamaño de la isla, lo cual puede estar relacionado con la densidad de árboles (las islas pequeñas suelen estar compuestas de árboles más espaciados, dado que la mortalidad directa por el incendio suele ser mayor que en las islas grandes). Estas diferencias en la producción podrían estar relacionadas con la existencia de mejores condiciones lumínicas en islas que en márgenes así como con los efectos negativos derivados de una mayor densidad de árboles en islas más grandes o en los márgenes. Los árboles localizados en las islas (especialmente en las islas pequeñas) se verían beneficiados por una mayor disponibilidad de luz y probablemente una menor competencia por los recursos subterráneos, debido a una cubierta del dosel y una presencia de vecinos menor, resultando así en una mayor producción (para los beneficios de la luz, temperatura y disponibilidad de recursos en la producción de piñas en pinos ver Keeley y Zedler 1998; Shmida et al. 2000). Además, es un hecho documentado que los pinos bajo condiciones de mayor estrés (o sea, en este caso una menor disponibilidad de luz) tienden a producir solamente conos masculinos o incluso paran la producción (Shmida et al. 2000).

Los estudios que analizan el impacto ecológico de los grandes incendios han subrayado el importante papel que pueden jugar las islas verdes en la recolonización de las áreas quemadas, aunque se han proporcionado pocos datos empíricos sobre los patrones de supervivencia y producción de piñas de estos árboles fuente de semillas. En este sentido, a partir de este estudio a medio plazo (cinco años) pueden derivarse diversas consecuencias ecológicas y de gestión. Por una parte, los resultados obtenidos subrayan la importancia que puede tener la conservación de árboles grandes (dbh > 20 cm en el bosque de *Pinus nigra* estudiado) como posibles fuentes de semillas después del incendio, debido a su mayor supervivencia y producción potencial de piñas. Por otra parte, se ha observado que grupos de árboles caracterizados por árboles más pequeños (alturas y diámetros inferiores) son afectados de manera particular por los incendios de copas, en contraste con el menor efecto registrado en grupos con árboles mayores (Román-Cuesta 2002). A pesar de ello, las prácticas de gestión tradicionales llevadas a cabo en bosques de *P. nigra* se han centrado hasta ahora en la producción de palos, haciendo crecer grupos de árboles de alta densidad casi regulares, donde dominan árboles pequeños y medianos. Así, de acuerdo con los datos obtenidos por el Tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3, ICONA 2003), el dbh dominante en el 89% de todas las estaciones de muestreo de bosque de *P. nigra* en Cataluña es menor de 20 cm, y a su vez, menor de 10 cm en el 56% de esas parcelas. Considerando este escenario, nuestros resultados ponen de manifiesto la urgente necesidad de diseñar la práctica de gestiones forestales con el ánimo de prevenir las consecuencias de grandes incendios forestales en bosques de *P. nigra*, preservando anticipadamente parte de los árboles mayores de las talas y aclareos. Por otro lado, este estudio proporciona evidencias empíricas sobre el papel que la localización del árbol puede tener en el proceso de regeneración de grandes áreas quemadas de pinos no adaptados al fuego, como *P. nigra*. Así, el número de piñas y el porcentaje de años en que cada árbol produce piñas decreció con el aumento del tamaño de la isla. Estos

resultados deben ser tomados en consideración a la hora de diseñar estrategias de gestión para las áreas quemadas, porque la regeneración natural de bosques de *P. nigra*, y probablemente también de otros pinos sin adaptaciones al fuego, podría verse considerablemente favorecida y acelerada por la protección y conservación de las pequeñas “islas verdes”, que pueden convertirse en fuentes de nuevos propágulos en medio de la matriz quemada.

Referencias bibliográficas

- Agee, J.K., Bahro, B., Finney, M.A., Omi, P.N., Sapsis, D.B., Skinner, C.N., van Wagtenonk, J.W. y Weatherspoon, C.P., 2000. The use of shaded fuelbreaks in landscape fire management. *For. Ecol. Manage.*, 127, 55-66.
- Costa, J.J., Oliveira, L.A., Viexas, D.X. y Neto, L.P., 1991. On the temperature distribution inside a tree under fire conditions. *Int. J. Wildland Fire*, 1, 87-96.
- Espelta, J.M., Rodrigo, A., Habrouk, A., Meghelli, N., Ordóñez, J.L. y Retana, J., 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after large wildfire in NE Spain: challenges for fire ecology and landscape restoration. In: Trabaud, L. and Prodon, R. (Eds.), *Fire and Biological Processes*, Backhuys Publishers, Leiden, pp. 315-324.
- Gracia, C., Burriel, J.A., Ibáñez, J.J., Mata, T. y Vayreda, J., 2000. *Inventari ecològic i forestal de Catalunya. Regió forestal IV*. Publ. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Barcelona, 108 pp.
- Habrouk, A., Retana, J. y Espelta, J.M^a., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecol.*, 145, 91-99
- Helms, J.A., 1970. Summer photosynthesis of ponderosa pine in its natural habitat. *Photosynthetica*, 4, 234-253.
- ICONA, 2003. *Tercer inventario forestal nacional. Cataluña*. Publ. Ministerio Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Keeley, J.E. y Zedler, P.H., 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. In: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 91-104

- Martin, R.E., 1963. A basic approach to fire injury of tree stems. Proc. Tall Timbers Fire Ecol. Conf. 3, pp. 151-161.
- Naveh, Z., 1974. Effect of fire in the Mediterranean Region. In: Zozlowski, T.T. y Ahlgren, C.E. (Eds.), Fire and Ecosystems, Academic Press, New York, pp. 401-434.
- Naveh, Z., 1994. The role of fire and its management in the conservation of Mediterranean ecosystems and landscapes. In: Moreno, J.M. and Oechel, W.C. (Eds.), The Role of Fire in Mediterranean Type Ecosystems, Springer-Verlag, New-York, pp. 163-186.
- Pausas, J.G. y Vallejo, R., 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. In: Chuvieco, E. (Ed.), Remote Sensing of Large Wildfires in the European Mediterranean Basin, Springer Verlag, Berlin, pp. 3-16.
- Piñol, J., Terradas, J. y Lloret, F., 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. Climate Change, 38, 345-357.
- Piussi, P., 1992. Environmental changes in forests. Examples from the south of Europe. In: Teller, A., Mathy, P. y Jeffers, J.N.R. (Eds.), Responses of forest ecosystems to environmental changes, Elsevier Applied Science, London, pp. 298-309.
- Retana, J., Espelta, J.M, Habrouk, A., Ordóñez, J.L, y de Solà-Morales, F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. Ecoscience, 9, 89-97.
- Rice, W.R., 1989. Analyzing tablas of statistical tests. Evolution, 43, 223-225.
- Rodrigo, A., Retana, J. y Picó, F.X., Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. Ecology, in press.
- Román-Cuesta, R.M., 2002. Human and environmental factors influencing fire trends in different forest ecosystems. Ph. D. Thesis. Autonomous University of Barcelona, Barcelona, 122 pp.
- Romme, W.H., Everham, E.H., Frelich, L.E., Moritz, M.A. y Sparks, R.E., 1998. Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? Ecosystems, 1, 524-534.
- Ryan, K.C. y Frandsen, W.F. 1991. Basal injury from smoldering fires in mature *Pinus ponderosa*. Int. J. Wildland Fire, 1, 107-118.
- Ryan, K.C., Peterson, D.L. y Reinhardt, E.D. 1988. Modeling long term fire-caused mortality of Douglas-fir. For. Sci., 34, 190-199.

- Shmida, A., Lev-Yadun, S., Goubitz, S. y Ne'eman, G., 2000. Sexual allocation and gender segregation in *Pinus halepensis*, *P. brutia* and *P. pinea*. In: Ne'eman, G. and Trabaud L. (Eds.), Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *P. brutia* forest ecosystems in the Mediterranean Basin, Backhuys Publishers, Leiden, pp. 91-104.
- Stephens, S.L. y Finney, M.A. 2001. Prescribed fire mortality of Sierra Nevada mixed conifer tree species: effects of crown damage and forest floor combustion. *For. Ecol. Manage.*, 162, 261-271.
- Terradas, J., 1996. *Ecologia del Foc*. Edicions Proa, Barcelona, 270 pp.
- Trabaud, L. y Campmant, C., 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco Après incendie. *Biol. Conserv.*, 58, 329-343.
- Trabaud, L. y Valina, J., 1998. Importance of tree size in *Pinus halepensis* fire survival. In: Trabaud, L. y Valina, J. (Eds.), *Fire management and landscape ecology*, International Association of Wildland fire, Fairfield, pp. 189-196.
- Trabaud, L., 1981. Man and Fire: Impacts on Mediterranean vegetation. In: di Castri, F., Goodall, W. and Specht, R.L. (Eds.), *Mediterranean-type shrublands*, Elsevier Publishers, Amsterdam, pp. 523-537.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R. y Penttinen, A. 1988. Causal reasoning in modelling multiway contingency tables. *Oikos*, 53, 281-285.
- Whelan, R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 356 pp.
- Wyant, J.G., Omi, P.N. y Laven, R.D. 1986. Fire induced tree mortality in a Colorado ponderosa pine/Douglas-fir stand. *For. Sci.*, 32, 49-59.

Capítulo 2

Reducción inicial del reclutamiento post-incendio de *Pinus nigra* por depredación de semillas post-dispersión en hábitats de diferentes edades desde el fuego

1. Introducción

La mortalidad de semillas debida a depredación por animales puede afectar a la estructura de la población y a la composición específica de diversas comunidades forestales (Schupp 1990, Willson y Whelan 1990), siendo uno de los factores más importantes que determinan la ausencia de regeneración de plántulas para muchas especies (Janzen 1971, Louda 1989, Crawley 1992, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). Hormigas, aves y roedores han sido descritos como los principales depredadores de semillas post-dispersión (Brown et al. 1979, Edwards y Crawley 1999, Hulme y Hunt 1999, Alcántara et al. 2000, McShea 2000, Nystrand y Granström 2000). La depredación por parte de estos grupos de animales puede ser muy variable, dependiendo de las características de las semillas (Reader 1993, Hulme 1994, Kollmann et al. 1998), de los ciclos fenológicos de plantas y animales (Denslow et al. 1986, Denslow 1987, Murray 1987), de los hábitos alimenticios de los depredadores (Cerdá et al. 1997, Hulme 1997, Blanco 1998), o de las peculiaridades del hábitat (Hulme 1994, 1997, Holt et al. 1995, Ostfeld et al. 1997). Otros factores demográficos (Hulme 1997) e históricos, como la recurrencia de incendios o el tiempo transcurrido desde el último (Díaz-Delgado et al. 2002), pueden así mismo modificar las características del hábitat y, por ello, también las abundancias de semillas y predadores. Todas estas fuentes de variación determinan la existencia de patrones espacio-temporales en la depredación de semillas (Ostfeld et al. 1997, Manson y Stiles 1998, Broncano 2000) y, ulteriormente, en la distribución de las plantas.

Los grandes incendios forestales queman con gran intensidad y producen una mortalidad alta de las plantas en la mayor parte del área afectada (Romme et al. 1998). Las especies germinadoras que cuentan con mecanismos de protección de sus semillas frente al fuego, ya sea en el banco de semillas que se forma en el suelo o en el interior de estructuras protectoras cuando aún están en la copa, son capaces de regenerarse tras el incendio en todo el área quemada (Saracino et al. 1993, Daskalaku y Thanos 1996, Broncano 2000). Sin embargo, aquellas germinadoras que carecen de estas estructuras (ej. piñas serotinas) y cuyas semillas no sobreviven a las altas temperaturas alcanzadas en el suelo durante el incendio, dependen para su regeneración del aporte de nueva simiente mediante la dispersión desde los márgenes no quemados. En grandes incendios, en los que se generan considerables distancias desde la mayor parte del área quemada hasta los márgenes no quemados, la probabilidad de que las semillas de este último grupo de especies arbóreas alcance las zonas más internas del territorio calcinado es muy baja o casi nula (Retana et al. 2002), porque las distancias máximas de dispersión de semillas son habitualmente cortas (Broncano 2000, Ordóñez 2002). A esta escasez de semillas debe añadirse que el banco que se forma en el suelo está sujeto a diferentes tipos de pérdidas (Chambers y MacMahon 1994). Estas pérdidas dependen de las características de las semillas (Kidson y Westoby 2000) y del tipo de hábitat en el que se dispersan (Enright y Lamont 1989, Simard et al. 1998). Algunas semillas se pierden porque no

son aptas para la germinación, otras son atacadas por microorganismos, hongos (Burrows y Burrows 1992, López et al. 2000) o larvas de artrópodos (Weckerly et al. 1989, Siscart et al. 1999), y finalmente otras son depredadas por animales granívoros (Hulme 1997, Marone et al. 1998, Edwards y Crawley 1999). Sin embargo, en muchas áreas afectadas por grandes incendios forestales, las poblaciones iniciales de animales granívoros están saciadas, a causa de la reducción de estas poblaciones por mortalidad debida al fuego a la vez que se produce una liberación masiva de semillas (O'Dowd y Gill 1984, Andersen 1988). Esto permite la supervivencia de muchas semillas y favorece su contribución al reclutamiento post-incendio (O'Dowd y Gill 1984, Wellington y Noble 1985).

Los bosques de *Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco del noreste de la Península Ibérica han sufrido incendios forestales de dimensiones muy grandes en los últimos años, que han reducido más del 25 % del área de distribución de esta especie en la región (Espelta et al. 2002), porque la regeneración de esta especie después del fuego es muy escasa (Trabaud y Campmant 1991, Retana et al. 2002). Hay diversas razones que pueden explicar esta rigurosa limitación en la regeneración arbórea. En primer lugar, y al contrario que otras pináceas (Agee 1998), *P. nigra* no produce piñas serotinas y sus semillas son dispersadas en invierno tardío y primavera (Skordilis y Thanos 1997). Las semillas recién germinadas en la primavera tardía y las plántulas que se establecen son arrasadas por los fuegos de verano (Habrouk et al. 1999, Retana et al. 2002). Además, la corta distancia de dispersión de las semillas de *P. nigra* (Ordóñez 2002) reduce la llegada de propágulos procedentes de áreas no quemadas. Finalmente, la limitación en el reclutamiento de esta especie puede verse afectada por la depredación de sus semillas por dos motivos: i) el tamaño de las semillas de *P. nigra* es intermedio dentro del género *Pinus* (Catalán 1985, Lanner 1998), lo que favorece su manipulación por parte de los principales grupos de depredadores: hormigas, roedores y aves (Smith y Balda 1979, Keeley y Zedler 1998); y ii) la baja abundancia de semillas de *P. nigra* en áreas afectadas por estos incendios propicia un incremento de la presión predatoria sobre las semillas dispersadas desde los márgenes.

En este estudio hemos testado la hipótesis de que la depredación post-dispersión de semillas de *P. nigra* contribuye significativamente a la reducción del reclutamiento temprano de esta especie después de incendio, agravando el efecto de la carencia de semillas viables en las áreas quemadas. Hemos llevado a cabo el estudio en diferentes escenarios en un gradiente de tiempo desde incendio, donde la regeneración por semilla puede estar sujeta a variaciones espacio-temporales debidas a la dinámica natural de la sucesión de la vegetación y de los grupos de predadores (Hulme 1997, Broncano 2000). En estos diferentes hábitats, hemos llevado a cabo lo siguiente: (1) cuantificación de los patrones de depredación post-dispersión de las semillas de *P. nigra* por parte de los tres principales grupos de depredadores; y (2) evaluación de los efectos de los tres grupos de predadores de semillas en el establecimiento temprano de las plántulas de *P. nigra*.

2. Material y métodos

2.1. Áreas de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en las áreas afectadas por los dos mayores incendios registrados en Cataluña (Figura 1). El primer incendio ocurrió en Julio de 1994 en las comarcas del Bages y del Berguedà, en la Cataluña central (41° 45' a 42° 6' N; 1° 38' a 2° 1' E). El fuego calcinó 24.300 ha de bosque, el 90% de las cuales pertenecían a bosques del género *Pinus*. Las principales especies arbóreas afectadas fueron *Pinus nigra* Arnold (71,4% de los árboles), junto con *Pinus halepensis* Mill. (14,1%) en el sur del área quemada, y con *Pinus sylvestris* L. (5,7%) en el norte (datos obtenidos de las parcelas muestreadas previamente al incendio en el área de estudio para el Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña; Gracia et al. 2000). El clima en este área varía desde seco-subhúmedo a subhúmedo mediterráneo (según la clasificación de Thornwaite), con temperatura media anual entre 10 y 13 °C y precipitación media anual entre 550 y 900 mm. El segundo incendio tuvo lugar en Julio de 1998, y quemó 13.949 ha de bosque en las comarcas del Bages y del Solsonès, (41° 45' a 41° 59' N; 1° 22' a 1° 40' E). Antes del fuego, los bosques afectados estaban dominados por *P. nigra* (74%) y *P. halepensis* (11%) y, en menor medida, *Quercus ilex* y *Q. cerrroides* (Gracia et al. 2000). El clima de la zona pertenece a la categoría de seco-subhúmedo, según la clasificación de Thornthwaite, con temperatura media anual entre 11 y 13 °C, y precipitación media anual entre 550 y 750 mm.

La proximidad de ambas áreas quemadas nos permitió analizar el comportamiento de las semillas de *P. nigra* en diferentes hábitats en un gradiente de tiempo desde incendio (Figura 1): (1) hábitat no quemado (NQ): bosques no quemados, al menos, desde los últimos 70 años, caracterizados por una cobertura arbórea de *P. nigra* (48%), y una cobertura arbustiva (32,8-80,1%) y herbácea (54,0-71,2%) en el sotobosque; (2) hábitat quemado hace cinco años (Q94): correspondiente a las áreas quemadas en verano de 1994, compuesta por manchas de vegetación arbustiva de 1,5-2 m de altura (15,5-36,3%), inmersas en densos prados gramínoideos (82,3-85,8%); y (3) hábitat recientemente quemado (Q98): perteneciente a las áreas quemadas en verano de 1998, y que tienen aún una cobertura dispersa de matorral (0,1-5,0%) y vegetación herbácea (8,0-17,1%).

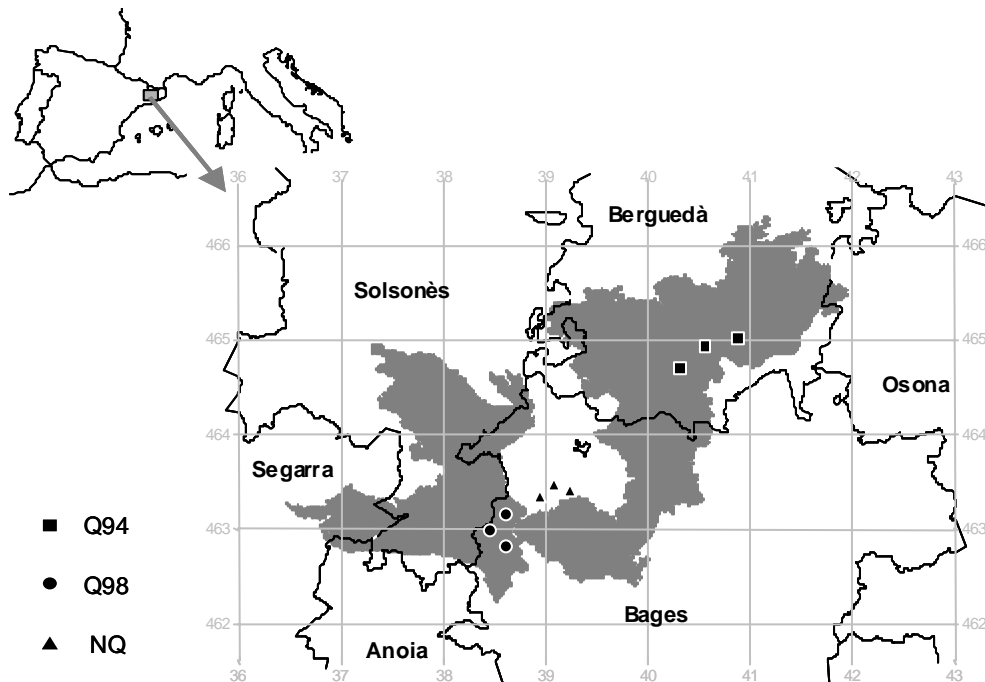


Figura 1. Localización geográfica de las zonas muestreadas en este estudio a lo largo de las áreas afectadas por los grandes incendios de Cataluña de 1994 y 1998 (sombreados).

2.2. Experimento 1. Sustracción de las semillas por los tres principales grupos depredadores de semillas.

En cada uno de los tres hábitats seleccionamos tres zonas. A pesar de que las zonas quemadas para cada edad desde el último incendio no son verdaderas réplicas porque están localizadas en el mismo fuego, las grandes dimensiones de éste hacen que la distancia entre réplicas sea larga (entre 2 y 40 km), permitiéndonos considerarlas como datos independientes en el análisis. En cada zona, cuatro parcelas de 100 m² fueron distribuidas aleatoriamente en un área de 1 ha. En cada parcela, la desaparición de las semillas fue analizada en tres subparcelas de 3x3 m (igualmente distribuidas al azar en cada parcela de 1 ha), donde cada grupo depredador fue evaluado por exclusión de los otros dos con diferentes dispositivos experimentales (Figura 2). El dispositivo para hormigas consistió en un tubo transparente de plástico de 6 cm de largo y 0,5 cm de luz, en el cual colocamos una semilla de *P. nigra*. En cada parcela, diez de estos tubos fueron fijados al suelo para impedir su manipulación por aves o roedores. Las observaciones de campo confirman que las hormigas acceden muy fácilmente a las semillas dentro de estos tubos. Para detectar la depredación por aves, cercamos una subparcela de 3x3 m con una malla metálica de 0,5 cm de luz. Esta malla, de 1 m de alto y enterrada 25 cm en el suelo, evitaba el acceso a las semillas por parte de los roedores. Dentro de cada subparcela cercada, colocamos diez semillas de *P. nigra*, cada una de ellas adherida a

un recorte de malla fina de 3x3 cm para impedir su transporte por las hormigas. Comprobamos en ensayos realizados en campos experimentales que las aves (en particular estos ensayos fueron llevados a cabo con gorriones, *Passer domesticus*) son capaces de picotear las semillas colocadas en estos dispositivos sin problemas causados por el pegamento. Para evaluar la depredación por roedores, instalamos unos cilindros de malla de alambre de 0,5 cm de luz de malla, 4 cm de diámetro y 20 de longitud, abiertos por ambos extremos y en el interior de los cuales fijamos el mismo tipo de piezas de 3x3 cm con una semilla de *P. nigra* pegada. Diez de estas estructuras fueron colocadas en una subparcela abierta y permitían el acceso a las semillas a los roedores, pero no a las hormigas ni a las aves. Observamos en ensayos de laboratorio que los roedores (en particular el test fue llevado a cabo con *Apodemus sylvaticus*, el roedor más común en las áreas de estudio) se llevaban y se comían las semillas de estos dispositivos. Dos periodos de muestreo diferentes fueron llevados a cabo en Enero (en adelante, invierno) y Mayo (en adelante, primavera) de 1999, los cuales corresponden a las estaciones del año en que las semillas de *P. nigra* pueden estar presentes en el banco del suelo, entre la lluvia de semillas de invierno y la germinación de primavera. En cada periodo, hicimos un seguimiento de la desaparición de semillas en cada dispositivo a los 2, 7, 15 y 30 días después de su instalación en el campo.

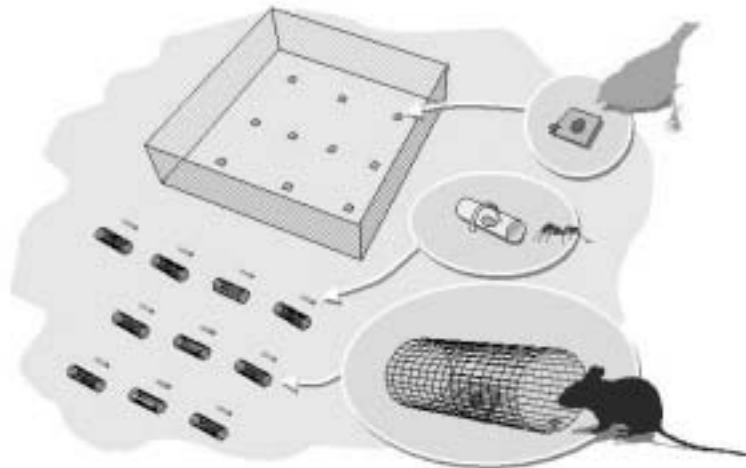


Figura 2. Dispositivos experimentales utilizados para estimar la sustracción de semillas por cada grupo de depredador mediante la exclusión de los otros.

El análisis de los datos fue llevado a cabo mediante un ANOVA de medidas repetidas. Debido a las lentas tasas de depredación, la variable dependiente usada fue la proporción de semillas desaparecidas 30 días después del inicio del experimento. En estos análisis, el grupo de predador y el tipo de hábitat fueron factores fijos, y la zona fue un factor anidado dentro de hábitat. Las comparaciones a posteriori entre niveles de cada factor principal fueron llevadas a cabo con el test de Fisher's protected least significant difference. Se inspeccionaron también los residuos para comprobar la normalidad y la homoscedasticidad de los datos. Cuando fue necesario, los datos fueron normalizados con una transformación a arcoseno raíz cuadrada. Para evaluar el efecto de la cobertura herbácea y arbustiva en la depredación de semillas por los tres grupos de animales, utilizamos regresiones lineales múltiples (usando el procedimiento de mixed stepwise), incluyendo los valores de los nueve sitios (tres por hábitat).

2.3. Experimento 2. Efecto de los depredadores de semillas en el establecimiento inicial de las plántulas

Desarrollamos un experimento para analizar el efecto de los predadores de semillas en el establecimiento inicial de las plántulas de *P. nigra* en los mismos lugares que el experimento 1. Establecimos cinco tratamientos: acceso libre a las semillas por los predadores, exclusión de uno de los tres grupos de predadores (hormigas, aves y roedores), y exclusión simultánea de los tres grupos de predadores. Colocamos tres subparcelas abiertas de 3x3 m junto a las parcelas valladas del experimento 1. En Marzo de 1999, cien semillas de *P. nigra* obtenidas de piñas recogidas aleatoriamente de diferentes árboles en el área de estudio fueron sembradas sobre toda la superficie de cada subparcela. El porcentaje de germinación de estas semillas en condiciones de laboratorio (25 °C y 50-60% de humedad del aire) fue cercano al 90%. En las subparcelas de exclusión de hormigas y aves, la exclusión de estos grupos de la depredación de semillas se consiguió mediante un tratamiento previo de las semillas con repelentes comerciales específicos, Mesurol ® y Morkit ®, respectivamente. Los análisis previos indicaron que estos productos no tenían efecto sobre la germinación de las semillas. La exclusión de roedores se logró con las mismas vallas que fueron utilizadas en el experimento 1. La exclusión global de los tres grupos de predadores se consiguió colocando cien semillas en una bolsa de malla metálica de 30x30 cm con un paso de luz de 2 mm, en la que se añadió tierra de la propia parcela para mezclar con las semillas. Estas bolsas cerradas fueron colocadas en la superficie del suelo de cada parcela, semienterradas, para simular las condiciones microambientales de una siembra libre, como las efectuadas para los demás tratamientos. Las observaciones llevadas a cabo en tiestos en el laboratorio confirmaron que no había diferencias significativas en la germinación entre las semillas colocadas en estas bolsas y las colocadas directamente sobre la superficie del suelo. En Junio de 1999, contabilizamos el número de plántulas recién emergidas en cada subparcela y en cada bolsa. Una segunda siembra de cien semillas por subparcela fue llevada a cabo en Octubre de 1999, para analizar el efecto de la depredación sobre las semillas que aún logren permanecer viables al inicio de la segunda

estación lluviosa en el área mediterránea. En primavera de 2001, contamos el número de plántulas emergidas después de esta siembra. El número total de semillas utilizadas en este experimento fue de 6.000 por periodo de siembra.

Los datos obtenidos en los periodos de primavera y otoño fueron analizados separadamente usando ANOVAs. La variable dependiente fue el número de plántulas emergidas en cada subparcela (previamente normalizado con una transformación logarítmica). El tratamiento de exclusión y el tipo de hábitat fueron los factores fijos, y la zona fue un factor anidado dentro de hábitat. Los residuos también fueron inspeccionados para comprobar la normalidad y la homoscedasticidad de los datos.

2.4. Abundancia de los tres grupos de predadores

Diferentes métodos de muestreo fueron usados para evaluar la abundancia de los tres grupos de predadores en los diferentes hábitats y zonas en las cuatro estaciones del año de 1999. Utilizamos trampas Pitfall (de caída) para medir la abundancia de hormigas del suelo de cada zona, dado que éstas proporcionan una buena estima de la abundancia relativa de especies de hormigas (Klimetzek y Pelz 1992, Retana y Cerdá 2000). Las trampas consistían en viales de plástico de 6 cm de diámetro y 7 cm de fondo parcialmente llenos con agua, etanol y jabón. En cada zona, diez trampas fueron enterradas hasta la boca del vial sobre un área de 3x3 m durante diez días. Las hormigas que cayeron en las trampas fueron recogidas y clasificadas en el laboratorio hasta el nivel de especie. La abundancia de aves fue estimada utilizando índices puntuales de abundancia (Bibby et al. 1992). En cada zona de 1 ha, llevamos a cabo dos conteos en cada estación de muestreo, por la mañana y al atardecer del mismo día. Cada conteo tenía una duración de 20 minutos. Registramos el número de individuos de cada especie que fueron escuchados (cantando o llamando) o vistos. El número de aves granívoras registrado dentro de la superficie de 1 ha durante los dos conteos fue utilizado como la medida de abundancia de aves. Muestreamos las poblaciones de roedores en cada zona usando dos transectos de trampeo con captura en vivo, espaciados 15-20 m entre sí a lo largo del área completa de 1 ha. A intervalos de 10 m en cada transecto, colocamos siete trampas Sherman de captura en vivo. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de pan tostado y aceite de atún, y fueron revisadas dos veces al día durante dos días por cada periodo de muestreo. El esfuerzo total de captura fue de 102 trampas-noche por zona. Las capturas obtenidas en cada parcela se usaron para obtener un índice de abundancia, entendido como el número de individuos capturados por trampa y noche.

Todas las especies fueron identificadas en los muestreos, pero sólo aquellas susceptibles de depredar las semillas de *P. nigra* (p.e., especies granívoras, ver Apéndice 1) fueron consideradas en los análisis. El espectro alimenticio de las diferentes especies fue determinado siguiendo el criterio de expertos (Javier Retana, para hormigas, y Lluís Comas para aves y roedores; ver también Snow y Perrins 1997, Blanco 1998). Los datos de abundancia fueron analizados mediante ANOVAs de medidas repetidas para cada grupo animal separadamente. La abundancia de especies granívoras en los diferentes periodos de muestreo fue la variable dependiente, mientras que el tipo de hábitat fue un factor fijo. Para las hormigas, la zona fue un factor anidado en hábitat, dado que teníamos cuatro réplicas dentro de cada zona. El test de Fisher's protected least significant difference nos permitió llevar a cabo comparaciones a posteriori entre niveles de cada factor principal. No fueron necesarias transformaciones de los datos.

3. Resultados

3.1. Experimento 1. Sustracción de las semillas por los tres principales grupos de predadores de semillas

Encontramos diferencias significativas en las tasas de desaparición de semillas entre hábitats (Tabla 1): el porcentaje de desaparición fue mayor en Q94 (media \pm error estándar: $33,1 \pm 3,7\%$) que en Q98 ($23,8 \pm 4,0\%$) o las parcelas no quemadas ($18,2 \pm 3,0\%$). Las diferencias entre zonas fueron también significativas. Las hormigas mostraron las tasas más altas de depredación ($31,8 \pm 3,4\%$), seguidas de los roedores ($26,9 \pm 4,0\%$) y las aves ($16,4 \pm 3,0\%$). La interacción entre ambos factores fue significativa, debido a que la tasa de depredación por parte de las hormigas fue similar en los tres hábitats, mientras que la de las aves fue mayor en Q94 y la de los roedores fue más baja en el hábitat no quemado (Figura 3). El análisis de regresión múltiple llevado a cabo con las tasas de depredación de los tres grupos (transformadas a arcoseno raíz cuadrada) como variable dependiente y las coberturas herbácea y arbustiva como variables independientes, sólo mostró relaciones significativas ($R^2 = 0,15$, $p < 0,05$) entre la depredación por aves y la cobertura herbácea.

Fuente de variación	gl	F	
Hábitat (H)	2	9,1	***
Grupo Predador (P)	2	9,7	***
Zona (Hábitat)	6	4,1	***
H x P	4	6,2	***
Estación del año (E)	1	3,9	ns
E x H	2	18,8	***
E x P	2	34,8	***
E x P x H	4	1,6	ns

Tabla 1. ANOVA de medidas repetidas de los efectos del hábitat, la zona (anidado en hábitat) y el grupo predador en el porcentaje de piñas depredadas (previa transformación a arcoseno raíz cuadrada) en diferentes estaciones de muestreo. Significación: ns, no significativo, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

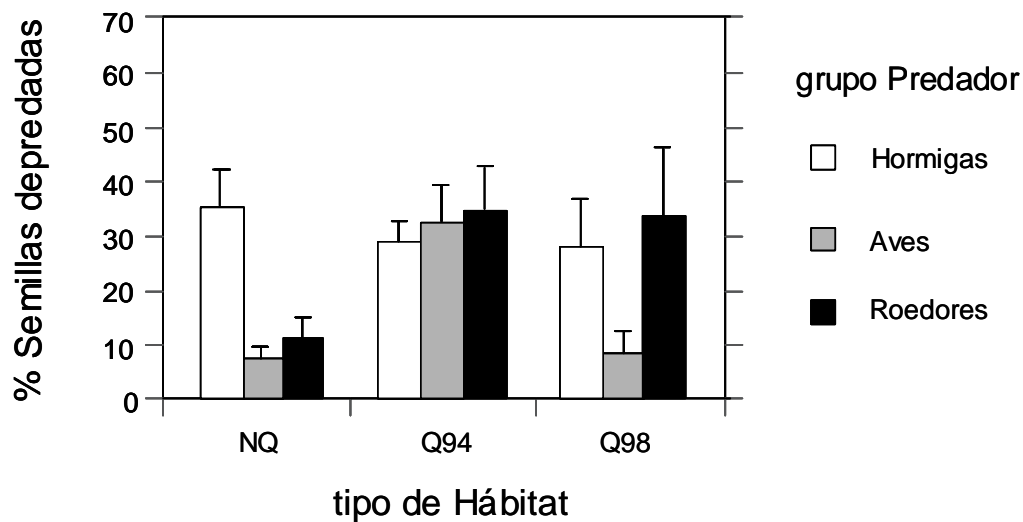


Figura 3. Porcentaje de semillas depredadas por los tres grupos de predadores en los tres tipos de hábitat. Las barras verticales indican. Las líneas verticales sobre las barras indican los errores estándar de las medias.

No hubo diferencias significativas entre periodos de muestreo. La interacción entre periodos de muestreo y el grupo depredador fue significativa (Tabla 1): las hormigas mostraron la mayor tasa de depredación en primavera, los roedores obtuvieron un pico en invierno y las aves mostraron valores similares en las dos estaciones (Figura 4). Las tasas de depredación también difirieron significativamente en los diferentes hábitats para los diferentes periodos de muestreo (Figura 5): la tasa más alta de depredación en las parcelas no quemadas se registró en primavera, mientras que en Q98 y, en menor medida, en Q94 fue en invierno.

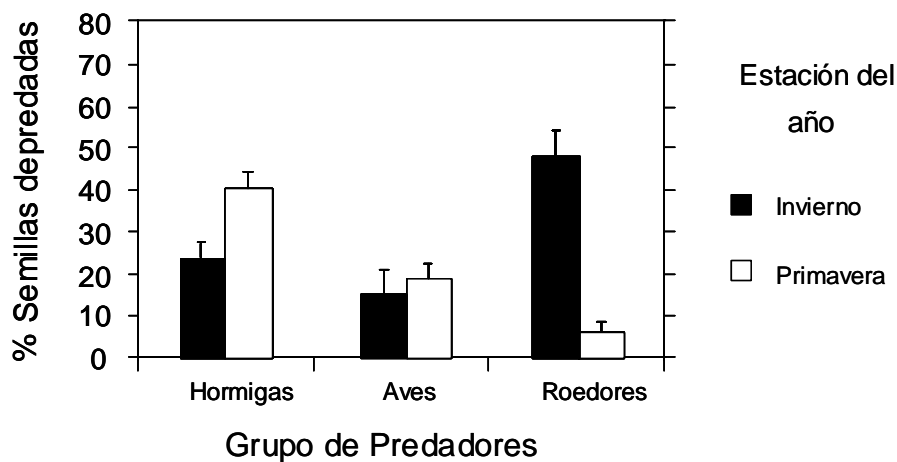


Figura 4. Porcentaje de semillas depredadas por los tres grupos de predadores en las diferentes estaciones del año. Las líneas verticales sobre las barras indican los errores estándar de las medias.

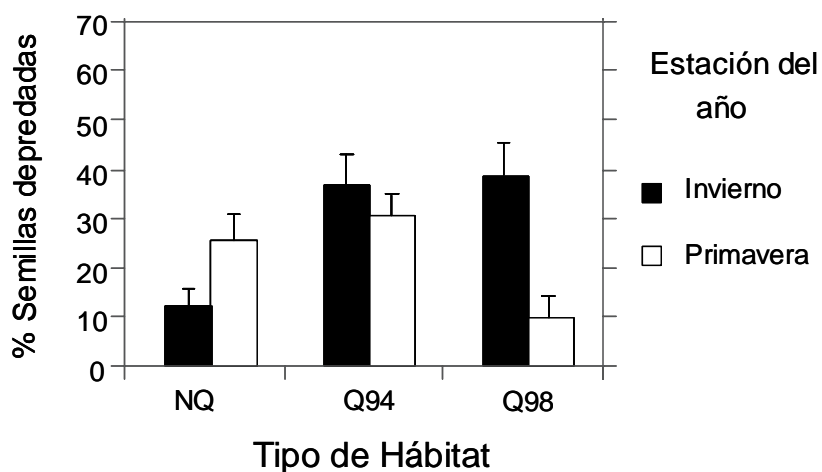


Figura 5. Porcentaje de semillas depredadas en los diferentes hábitats y estaciones de muestreo. Las líneas verticales sobre las barras indican los errores estándar de las medias.

3.2. Experimento 2. Efecto de los depredadores de semillas en el establecimiento inicial de las plántulas

Puesto que el número de plántulas emergidas en el segundo periodo de siembra (otoño de 1999) fue prácticamente nulo, los resultados del ANOVA que se presentan corresponden únicamente a los datos de primavera de 1999 (Tabla 2). Hubo diferencias entre hábitats y entre tratamientos de exclusión de los predadores. Así, en Q98, el número de plántulas ($1,0 \pm 0,4\%$) fue casi 10 veces mayor que en los otros hábitats, y el tratamiento de exclusión global para los tres grupos de predadores mostró valores mayores de establecimiento ($1,6 \pm 0,5\%$). La interacción entre ambos factores fue también significativa (Figura 6). El valor más alto se encontró en Q98 cuando todos los grupos de depredadores quedaban excluidos, y en este hábitat hubo emergencia de plántulas (aunque mucho más baja) en todos los tratamientos de exclusión. En el tratamiento de exclusión total se encontraron también algunas plántulas tanto en Q94 como en las parcelas no quemadas, y algunas pocas plántulas también emergieron en las parcelas de Q94 con tratamiento de exclusión de roedores (Figura 6).

Fuente de variación	gl	F	
Hábitat (H)	3	13.6	***
Zona (Hábitat)	8	2.2	*
Tratamiento de exclusión (EX)	4	29.8	***
H x EX	12	7.8	***

Tabla 2. ANOVA de los efectos del hábitat, la zona (anidada en hábitat) y el tratamiento de exclusión en el número de plántulas establecidas en subparcelas de 3x3-m (previa transformación logarítmica). Significación: ns, no significativo, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

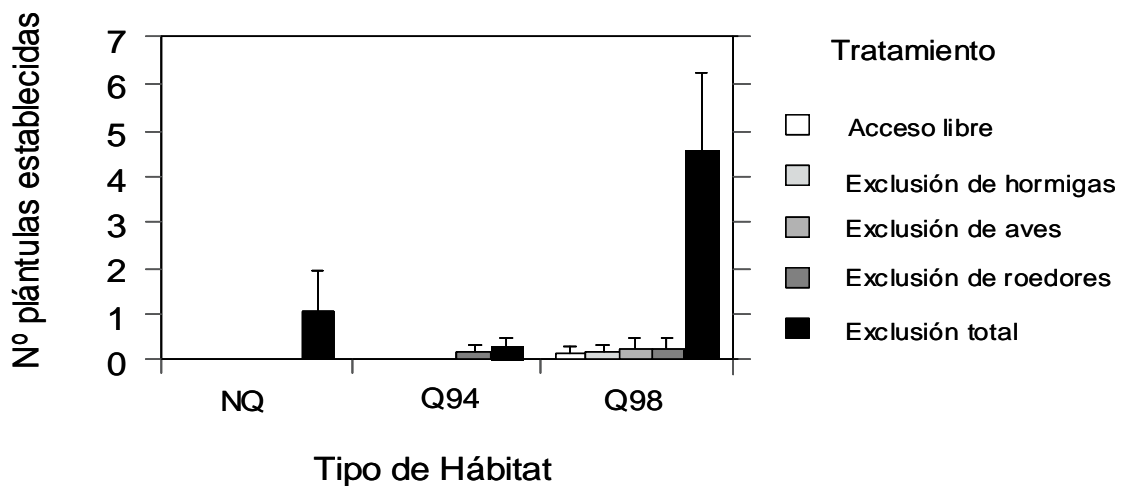


Figura 6. Número de plántulas establecidas por subparcela de 3x3-m en los cinco tratamientos de exclusión establecidos en los diferentes hábitats. Las líneas verticales sobre las barras indican los errores estándar de las medias.

3.3. Abundancia de los tres grupos de predadores de semillas

Encontramos diferencias significativas en la abundancia de hormigas entre hábitats y entre periodos de muestreo (Tabla 3). La abundancia de hormigas fue mayor en Q94 que en los otros hábitats, y en primavera y verano que en otoño e invierno (Figura 7). La interacción entre ambos factores fue también significativa, siendo la abundancia en áreas no quemadas y en Q94 mayor en verano que en primavera, mientras que en Q98 fue mayor en primavera que en verano. La abundancia de aves y roedores mostró diferencias significativas entre estaciones, pero no entre hábitats (Tabla 3). En ambos casos, el máximo valor se alcanzó en invierno y el mínimo en verano (Figura 7).

Fuente de variación	gl	Hormigas		Aves		Roedores	
		F		F		F	
Hábitat (H)	3	4,2	**	0,3	ns	1,2	ns
Zona (Hábitat)	8	1,9	ns	-	-	-	-
Estación del año (E)	3	24,5	***	0,1	ns	7,3	***
H x E	9	3,5	***	0,9	ns	1,1	ns

Tabla 3. ANOVA de medidas repetidas de las variaciones en la abundancia de los tres grupos de predadores (considerados individualmente) en los diferentes hábitats y en las diferentes estaciones del año muestreadas. Para hormigas, la zona estaba anidada dentro de hábitat, con lo que hubo cuatro réplicas dentro de zona. Significación: ns, no significativa, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001.

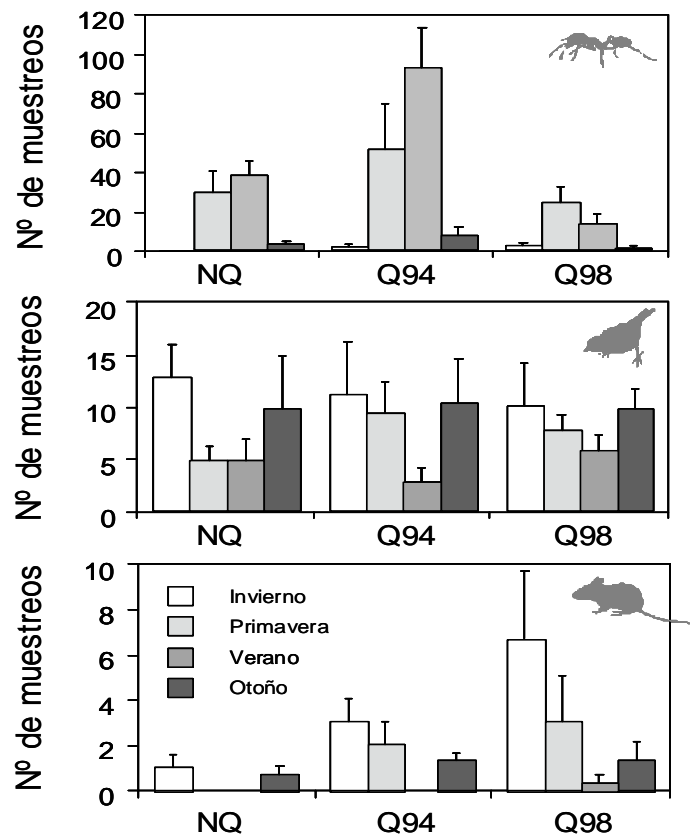


Figura 7. Media (+error estándar) de la abundancia de los tres grupos de predadores en los diferentes hábitats y estaciones del año muestreadas. Hábitats: NQ, no quemado; Q94, quemado en 1994; Q98, quemado en 1998. Las unidades de abundancia de los tres grupos son: las hormigas, número por cada 10 trampas pitfall; las aves, fueron registradas sobre una superficie de 1-ha durante dos conteos de 40 minutos cada uno; los roedores se midieron como número por cada 14 trampas noche.

4. Discusión

Las tasas de depredación conjunta de semillas de *P. nigra* por los tres grupos de predadores fueron muy altas, aunque menores que las registradas en estudios previos para otras especies de pinos en el área mediterránea (Acherar et al. 1984, Castro et al. 1999). La contribución de cada grupo a la depredación global mostró variaciones estacionales. Al inicio de la época de dispersión, en invierno, la depredación se debió principalmente a los roedores, que registraron así mismo su abundancia más alta en esta estación del año. Así, una alta abundancia de roedores se corresponde en el tiempo con el ofrecimiento de un atractivo recurso alimenticio como son las semillas de *P. nigra* en el periodo menos productivo del año en la región mediterránea (de Lillis y Fontanella 1992, Castro-Díez y Montserrat-Martí 1998). En primavera, al final del periodo natural de diseminación de las semillas de *P. nigra*, las hormigas se convierten en los predadores más importantes, coincidiendo con el incremento de su abundancia. La mayor actividad de las hormigas fuera de los nidos se produce en verano (Cros et al. 1997, Retana y Cerdá 2000), cuando la disponibilidad de semillas de *P. nigra* es muy baja. Las aves mostraron valores bajos de depredación en las dos estaciones, lo cual está probablemente relacionado con sus hábitos alimenticios: en general, las aves tienen mayores áreas de campeo (en las que procuran sus recursos) que los roedores o las hormigas (Peters 1983), y los beneficios que representa para ellas la depredación de semillas individuales, relativamente pequeñas, no compensa los costes de obtenerlas. Los mayores valores de depredación de semillas por aves en primavera pueden estar relacionados con el hecho de que muchas especies de aves tienen sus periodos de nidificación y cría en esta estación, durante la cual los requerimientos alimenticios de los adultos se incrementan para cubrir también las necesidades de los polluelos (Snow y Perrins 1997).

El patrón obtenido a lo largo del gradiente de edad desde el incendio indicó que la mayor tasa de depredación se obtuvo en Q94, que fue también el hábitat donde se registró una mayor abundancia de hormigas. En general, la actividad de las hormigas granívoras se concentra en microhábitats abiertos sin una gran cobertura arbórea (Hulme 1997, Retana y Cerdá 2000). No obstante, las hormigas mostraron una depredación muy similar en los tres hábitats (Figura 3) y, en el área recientemente quemada, que presenta una menor cobertura vegetal, la abundancia de hormigas granívoras fue la más baja, probablemente porque después de la mortalidad debida al fuego, las nuevas poblaciones colonizadoras aún no habían tiempo aún de establecerse en las áreas quemadas. Por otro lado, la abundancia de aves y roedores no difirió entre hábitats, lo que sugiere una alta resiliencia de estos grupos a los incendios. La resiliencia de las aves es debida a su gran movilidad, que favorece tanto la persistencia de algunas especies residentes como la rápida colonización por especies de hábitats abiertos desde los

márgenes no quemados en cuanto aparecen los primeros recursos alimenticios (Pons y Prodon 1996). De hecho, en la Cuenca Mediterránea no siempre es posible distinguir entre la desaparición de especies como resultado directo del incendio y el desplazamiento normal de aves en la migración posterior al periodo de cría (Pons y Prodon 1996). Sin embargo, la depredación por aves se incrementó con la cobertura herbácea. Este hecho podría estar relacionado con las características del hábitat que prefieren las especies granívoras, la mayoría de las cuales viaja en bandadas atravesando preferentemente herbazales y cultivos para su alimentación (ver Snow y Perrins, 1997). En cuanto a los roedores, muchos estudios (Sgardelis y Margaris 1992, Higgs y Fox 1993, Haim y Izhaki 1994, 2000) muestran que uno de los impactos a corto plazo de los incendios es la eliminación de micromamíferos en el hábitat post-incendio, como resultado de la muerte de los individuos de estas especies por no ser capaces de escapar a las altas temperaturas o por la destrucción del propio hábitat (Haim y Izhaki 2000). Se inicia entonces el proceso de recolonización desde los márgenes no quemados, a pesar de que estos animales han de enfrentarse a una severa limitación de los recursos (Haim y Izhaki 2000). Sin embargo, dada la gran movilidad de los roedores (Blanco 1998), el proceso es suficientemente rápido como para no haber detectado diferencias entre hábitats, incluso donde la perturbación fue más reciente (Q98 en este estudio).

Como en otras especies (Janzen 1971, Louda 1989, Crawley 1992, Castro et al. 1999), la depredación de semillas puede limitar el reclutamiento de *P. nigra* por reducción de la disponibilidad de semillas. Así, sólo en el tratamiento de exclusión completa de los tres grupos de predadores hubo establecimiento inicial en todos los hábitats. A pesar de ello, la baja probabilidad que tienen las semillas de *P. nigra* de escapar eventualmente a la depredación no justifican los valores extremadamente bajos de establecimiento encontrados en los tres hábitats y las diferentes zonas. El hábitat menos desfavorable para el reclutamiento fue el área recientemente quemada, donde hubo establecimiento de plántulas en todos los tratamientos (aunque no hay que olvidar que fue muy bajo). La cobertura vegetal en este área es mucho menor que en otros hábitats, y esta baja cobertura está asociada a valores altos de temperatura y de radiación solar (Franco 2001). Sin embargo, *P. nigra* está considerado como una especie de pino tolerante a la sombra, que regenera sin problemas bajo su propia cubierta (Retana et al. 2002). Esto no sucedió en nuestro estudio, donde muy pocas plántulas emergieron en las parcelas no quemadas. La comparación de los valores de precipitación mensual en el área de estudio en 1999 (durante el experimento) con los valores medios obtenidos en el periodo 1936-1990 (datos cedidos por Joan Carles Peña, procedentes del Servei Metereològic de Catalunya), señalan que la precipitación registrada en primavera de 1999 fue inusualmente baja. Este hecho puede haber determinado condiciones ambientales específicamente adversas para el establecimiento de las plántulas de *P. nigra*.

Tres procesos encadenados al inicio del reclutamiento, como son (i) la supervivencia de semillas tras el fuego, (ii) la depredación de semillas, y (iii) la supervivencia de plántulas, no

predicen buenas expectativas para *P. nigra* después de grandes incendios. Así, la mayoría de las semillas se han dispersado en el invierno tardío y se encuentran recién germinadas en primavera (obs. pers.). En consecuencia, el fuego arrasa las plántulas, a la vez que las pocas semillas que permanecen aún viables en el suelo son incapaces de soportar las altas temperaturas alcanzadas durante los intensos incendios veraniegos (Habrouk et al. 1999). Además, la depredación post-dispersión por diferentes grupos animales es también alta, por lo que consumen muchas de las semillas de *P. nigra* remanentes en el suelo en las diferentes estaciones del año. Finalmente, esta baja disponibilidad de semillas es particularmente importante teniendo en cuenta que la supervivencia de plántulas es también muy baja durante el primer año después de la germinación (Franco 2001).

Todos estos resultados sugieren que la recolonización natural post-incendio de *P. nigra* en áreas quemadas es difícil. Esta carencia de recubrimiento post-fuego podría tener serias consecuencias en su área de distribución en la región (Bolós y Vigo 1984, Barbéro et al. 1998), particularmente si consideramos que en los últimos años *P. nigra* se ha convertido en una de las especies arbóreas que ha sufrido mayor impacto por el fuego (Espelta et al. 2002). A pesar de que *P. nigra* no es nativa de la Península Ibérica, esta especie está naturalizada desde hace mucho tiempo, y se ha extendido de modo natural por muchas áreas del Mediterráneo occidental (Barbéro et al. 1998). La pregunta que surge ante la confirmación de las dificultades de *P. nigra* para regenerarse en áreas quemadas es: ¿cómo pueden los bosques de *P. nigra* ser tan abundantes en el área del Mediterráneo occidental?. Dos explicaciones complementarias pueden llevar a la distribución actual de *P. nigra* a pesar de sus dificultades de regeneración después del fuego. Por un lado, la gran variabilidad espacio temporal encontrada en la depredación de semillas (y probablemente, también en otros procesos que afectan a las semillas) pueden permitir eventos de regeneración esporádica en años particulares. Esto puede originar nuevas fuentes de semillas dentro de áreas quemadas, a partir de las cuales puede iniciarse un proceso de recolonización. Y por otro lado, los humanos pueden haber jugado también un papel en la distribución de esta especie, ya que las actuales distribuciones de pinos sobre gran parte de sus rangos se consideran como resultado neto de numerosas expansiones y contracciones causadas directa o indirectamente por las actividades humanas (Richardson y Rundel 1998). Es probable que los factores ecológicos y los factores humanos hayan interactuado en el pasado para determinar la distribución de *P. nigra*.

Referencias bibliográficas

- Acherar, M., Lepart, J. and Debussche, M. 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Languedoc méditerranéen. - Acta Oecol. 19: 179-189.
- Agee, J. K. 1998. Fire and pine ecosystems. - In: Richardson, D. M (ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, pp. 193-218.
- Alcántara, J. M., Rey, P. J., Sánchez-Lafuente, A. M. and Valera, F. 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. - Oikos 88: 362-370.
- Andersen, A .N. 1988. Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation in south-eastern Australia. - Aust. J. Ecol. 13: 285-293.
- Barbéro, M. et al. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. - In: Richardson, D. M (ed.), Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, pp. 153-170.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D. and Hill, D. A. 1992. Bird Census Techniques. - Academic Press.
- Blanco, J. C. 1998. Guía de campo. Mamíferos de España II. - Editorial Planeta.
- Broncano, M. J. 2000. Patrones observados y factores que determinan la variabilidad espacio-temporal de la regeneración del pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) después de un incendio. - PhD thesis, Autonomous University of Barcelona.
- Brown, J. H., Reichman, O. J., Davidson, D. W. 1979. Granivory in desert ecosystems. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 10, 201-227.
- Burrows, D. M. and Burrows, W. H. 1992. Seed production and litter fall in some eucalypti communities in Central Queensland. - Aust. J. Bot. 40: 389-403.
- Castro, J. et al. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. - Plant Ecol. 145: 115-123

- Castro-Díez, P. and Montserrat-Martí, G. 1998. Phenological pattern of fifteen Mediterranean phanerophytes from *Quercus ilex* communities of NE-Spain. - *Plant Ecol.* 139: 103-112.
- Catalán, G. 1985. Semillas de árboles y arbustos forestales. - Monografías ICONA 17. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación.
- Cerdá, X., Retana, J. and Cros, S. 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. - *J. Anim. Ecol.* 66: 363-374.
- Chambers, J. C. and MacMahon, J. A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Crawley, M. J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. - In: Fenner, M. (ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities.* CAB International, pp. 167-182.
- Cros, S., Cerdà, X. and Retana, J. 1997. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. - *Ecoscience* 4: 269-278.
- Daskalidou, E. N. and Thanos, C. A. 1996. Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. - *Int. J. Wildland Fire* 6: 59-66.
- de Bolós, O. and Vigo, J. 1984. Flora dels Països Catalans I. - Editorial Barcino.
- de Lillis, M. and Fontanella, A. 1992. Comparative phenology and growth in different species of the Mediterranean maquis of central Italy. - *Vegetatio* 99-100: 83-96.
- Denslow, J. S. 1987. Fruit-removal from aggregated and isolated bushes of the red elderberry, *Sambucus pubens*. - *Can. J. Bot.* 65: 1229-1235.
- Denslow, J. S., Moermond, T. C. and Levey, D. J. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. - In: Estada, A. and Fleming, T. H. (eds.), *Frugivores and seed dispersal in the tropics.* Junk Publishers, pp. 37-44.
- Díaz-Delgado, R. et al. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. - *Ecology* 83: 2293-2303.

- Edwards, G. R. and Crawley, M. J. 1999. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. – J. Ecol. 87: 423-435.
- Enright, K. J. and Lamont, B. B. 1989. Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. – J. Ecol. 77: 1111-1122.
- Espelta, J. M. et al. 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after a large wildfire in NE Spain: challenges for fire ecology and landscape restoration. – In: Trabaud, L. and Prodon, R. (eds.), Fire and Biological Processes. Blackhuys Publishers, pp. 315-324.
- Franco, S. 2001. Efecto de las características del microhábitat en el establecimiento de plántulas de *Pinus nigra* después de grandes incendios forestales. - Master dissertation. Autonomous University of Barcelona.
- Gracia, C. A. et al. 2000. Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya. Regió Forestal IV. - Edicions CREAF.
- Habrouk, A., Retana, J. and Espelta, J. M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. - Plant Ecol. 145: 91-99.
- Haim, A. and Izhaki, I. 1994. Changes in rodent community during recovery form fire: relevance to conservation. – Biodivers. Conserv. 3: 573-585.
- Haim, A. and Izhaki, I. 2000. The effect of different treatments on the community composition of small mammals in a post-fire pine forest. – J. Mediterr. Ecol. 1: 249-257.
- Higgs, P. and Fox, B. J. 1993. Interspecific competition: a mechanism for rodent succession after fire in wet heathland. - Aust. J. Ecol. 18: 193-201.
- Holt, R. D. et al. 1995. Linking contemporary vegetation models with spatially explicit animal population models. - Ecol. Appl. 5: 20-27.
- Hulme, P. E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. - J. Ecol. 82: 645-652.

- Hulme, P. E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. - *Oecologia* 111: 91-98.
- Hulme, P. E. and Hunt, M. K. 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. - *J. Anim. Ecol.* 68: 417-428.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Keeley, J. E. and Zedler, P. H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. - In: Richardson, D. M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp. 219-250.
- Kidson, R. and Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. - *Oecologia* 125: 11-17.
- Klimetzek, D. and Pelz, D. R. 1992. Nest counts versus trapping in ant surveys: influence on diversity. – In: Billen, J. (ed.), *Biology and evolution of social insects*. Leuven University Press, pp. 171-179.
- Kollmann, J., Coomes, D. A. and White, M. 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. - *Funct. Ecol.* 12: 683-690.
- Lanner, R. M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. - In: Richardson, D. M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp. 281-295.
- López, M. et al. 2000. The effect of temperature and water stress on laboratory germination of *Eucalyptus globulus* Labill. seeds of different sizes. – *Ann. For. Sci.* 57: 245-250.
- Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. - In: Leck, M. A., Parker, V. T. and Simpson, R. L. (eds.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, pp 25-52.
- Manson, R. H. and Stiles, E. W. 1998. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. - *Oikos* 82: 37-50.

- Marone, L., Rossi, B. E. and López de Casenave, J. 1998. Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. - *Funct. Ecol.* 12: 640-645.
- McShea, W. J. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. - *Ecology* 81: 228-238.
- Murray, K. G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. - *Am. Nat.* 129: 18-31.
- Nystrand, O. and Granström, A. 2000. Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedlings in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging. – *J. Appl. Ecol.* 37: 449-463.
- O'Dowd, D. J. and Gill, A. M. 1984. Predator satiation and site alteration following fire: mass reproduction of alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) in southeastern Australia. - *Ecology* 65: 1052-1066.
- Ordóñez, J. L., 2002. Efecto de los patrones de depredación post-dispersión de semillas de *Pinus nigra* en la regeneración de esta especie después de grandes incendios. - Master dissertation. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Ostfeld, R. S., Mason, R. H. and Canham, C. D. 1997. Effects of rodents on tree invasion of old fields. - *Ecology* 78: 1531-1542.
- Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. - Cambridge University Press.
- Pons, P. and Prodon, R. 1996. Short term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. - *Acta Oecol.* 17: 29-41.
- Reader, R. J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. – *J. Ecol.* 81: 169-175.
- Retana, J. and Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. - *Oecologia* 123: 436-444.

- Retana, J. et al. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. - *Ecoscience* 9: 89-97.
- Richardson, D. M. and Rundel, P. W. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. - In: Richardson, D. M. (ed.), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp. 3-46.
- Romme, W. H. et al. 1998. Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances? - *Ecosystems* 1: 524-534.
- Saracino, A., Leone, V. and De Natale, F. 1993. Permanent plots for the study of natural regeneration after fire of *Pinus halepensis* in a dunal environment. - *Annali di Botanica* 51: 209-217.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation and recruitment of a neotropical tree. - *Ecology* 71: 504-515.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. - *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Schupp, E. W. and Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. - *Écoscience* 2: 267-275.
- Sgardelis, S. P. and Margaris, N. S. 1992. Effects of fire on birds and rodents of phrygianic (East Mediterranean) ecosystem. - *Israel J. Zool.* 38: 1-8.
- Simard, M. J., Bergeron, Y. and Sirois, L. 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. - *J. Veg. Sci.* 9: 575-582.
- Siscart, D., Diego, V. and Lloret, F. 1999. Acorn ecology. - In: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. and Bellot, J. (eds.), *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, pp. 75-87.
- Skordilis, A. and Thanos, C. A. 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the seven pine species naturally growing in Greece. - In: Ellis, R. H., Murdoch, A. I. and Hong, T. D (eds.), *Basic and applied aspects of seed biology*. Kluwer Academic Publishers, pp. 623-632.

- Smith, C. C. and Balda, R. P. 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seeds. – Am. Zool. 19: 1065-1083.
- Snow, D. W. and Perrins, C. M. (eds.) 1997. The Birds of the Western Palearctic, vols. I and II. - Oxford University Press.
- Trabaud, L. and Campmant, C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco Après incendie. – Biol. Conserv. 58: 329-343.
- Weckerly, F. W., Sugg, D. W. and Semlitsch, R. D. 1989. Germination success of acorns (*Quercus*): insect predation and tannins. – Can. J. For. Res. 19: 811-815.
- Wellington, A. B. and Noble, I. R. 1985. Seed dynamics and factors limiting recruitment of the malee *Eucalyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. – J. Ecol. 73: 657-666.
- Willson, M. F. and Whelan, C. J. 1990. Variation in survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. - Oikos 57: 191-198.

Apéndice 1.

Especies granívoras de hormigas, aves y roedores consideradas en este estudio como potenciales depredadoras de semillas de *P. nigra*.

Hormigas	Aves	Roedores
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	<i>Alauda arvensis</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>
<i>Messor bouvieri</i>	<i>Carduelis cannabina</i>	<i>Eliomys quercinus</i>
<i>Messor capitatus</i>	<i>Carduelis chloris</i>	<i>Mus musculus</i>
<i>Messor structor</i>	<i>Emberiza cia</i>	<i>Mus spretus</i>
<i>Myrmecina graminicola</i>	<i>Emberiza cirrus</i>	
<i>Tetramonium caespitum</i>	<i>Fringilla coelebs</i>	
	<i>Miliaria calandra</i>	
	<i>Parus caeruleus</i>	
	<i>Parus major</i>	
	<i>Passer domesticus</i>	
	<i>Serinus serinus</i>	